Ueber Markscheidenbildung im Gehirn von Huhn und Star

INAUGURALDISSERTATION

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

der Universität Basel

von

Alfred SCHIFFERLI

aus Döttingen (Aargau)

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1948

Ueber Markscheidenbildung im Gehirn von Huhn und Star

INAUGURALDISSERTATION

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

der Universität Basel

von

Alfred SCHIFFERLI

aus Döttingen (Aargau)

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1948

Genehmigt von der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der

Herren Professoren Dr. A. Portmann und Dr. E. Handschin.

Basel, den 14. Dezember 1944.

Ed. Handschin,
Dekan.

Separatabdruck aus Revue Suisse de Zoologie,
Bd. 55 Heft 1 1948.

CURRICULUM VITAE

Am 20. Januar 1912 wurde ich, Alfred Schifferli, als Bürger von Döttingen (Aargau) in Sempach geboren. Im Kreise der Schweiz. Vogelwarte, die seit ihrer Gründung im Jahre 1924 von meinen Eltern, Alfred und Else Schifferli-Rösli, betreut wurde, empfing ich entscheidende Eindrücke. Wie mein Vater wurde ich zum Kaufmann ausgebildet. Ich besuchte die Handelsabteilung der Kantonsschule Luzern. Nach der Diplomprüfung (1929) und einem Aufenthalt in England übte ich den Kaufmannsberuf während 9 Jahren aus. Einem langgehegten Wunsche folgend und auf Anregung von Herrn Prof. Dr. R. Geigy entschloss ich mich zum Studium der Naturwissenschaften und wurde im Sommer 1939 an der Universität Basel immatrikuliert. Ich besuchte Vorlesungen und Kurse bei folgenden Herren Professoren und Dozenten der Universität Basel: A. Buxtorf, J. Cadisch, R. Doerr, H. Erlenmeyer, F. Fichter, J. Ganthner, M. Geiger-Huber, R. Geigy, A. Hagenbach, E. Handschin, H. Hediger, E. Heitz, W. Kuhn, K. Laur, E. Mahler, D. Meng, H. Mislin, A. Portmann, M. Reichel, H. Reinhard, P. Ruggli, H. Rupe, O. Schüepp, G. Senn, W. Vischer, L. Vonderschmitt. Im Sommersemester 1941 arbeitete ich im Hirnanatomischen Institut der Universität Zürich und besuchte Kurse am Tierspital Zürich. Die vorliegende Dissertation entstand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Portmann in der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544301_0178

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 117
Tome 55, nº 4. — Mai 1948.

Zoologische Anstalt der Universität Basel
Vorsteher: Prof. Dr. A. Portmann.

Ueber Markscheidenbildung im Gehirn von Huhn und Star

von

Alfred SCHIFFERLI

Sempach.

Mit 40 Textfiguren und 8 Tabellen.

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

Einleitung 118

Technik und Material 119

A. *Oblongata (Hirnnerven und zentrales Längsbündel).*

1. Hypoglossus (XII) 121
2. Accessorius (XI), Vagus (X) und Glossopharyngicus (IX). 122
3. Octavus (VIII) 124
4. Facialis (VII) 126
5. Abducens (VI) 128
6. Trigeminus (V) 128
7. Trochlearis (IV) 131
8. Oculomotorius (III) 133
9. Fasciculus longitudinalis centralis 134

B. *Kleinhirn.*

1. Grössere Nervenbahnen 138
2. Rinde und Marklager einer Kleinhirnlamelle 140
3. Rinde und Marklager in der Flocke 141
4. Uebrige Kleinhirnrinde 142

C. *Mittelhirn.*
1. Subtectum 145
2. Tectum 148
3. Commissura intertectalis 150

D. *Zwischenhirn.*
1. Epithalamus 151
2. Thalamus 152
3. Hypothalamus 156
4. Praetectale Gruppe 157
5. Commissura posterior 159

E. *Vorderhirn.*
1. Septum mit Tr. septo-mesencephalicus 162
2. Archistriatum 167
3. Brachium, Paläostriatum und Ectostriatum 170
4. Neostriatum 173
5. Hyperstriatum 177

F. *Vergleich des Myelinisationsverlaufes bei Hühner- und Sperlingsvögeln* 179

G. *Kalibermessungen von Markfasern* 192

H. *Auf die Markscheidenbildung einwirkende Faktoren* 200

Zusammenfassung 208

Schrifttum 220

EINLEITUNG

Die vergleichende Untersuchung der Hirnentwicklung bei vielen und möglichst verschiedenen Vögeln ist von besonderer Bedeutung für eine morphologisch begründete Rangordnung der verschiedenen Vogelgruppen. Eine erste genauere Darstellung von E. Sutter (1943), die Huhn und Star vergleicht, bietet bereits wichtige Anhaltspunkte. Die durch den Vergleich der Massenentwicklung gewonnenen Einblicke verlangen indessen eine Ergänzung nach der qualitativen Seite. Der Substanzaufbau im Gehirn steht im engen Zusammenhang mit der Myelinisation der Nervenfasern, sodass der Einblick in diesen Differenzierungsvorgang versprach, die Unterschiede in der Hirnentwicklung bei extrem verschiedenen Vogeltypen wie Nesthocker und Nestflüchter, noch schärfer erfassen zu können.

Als Ausgangspunkt für unsere Untersuchungen wurden Huhn

(Gallus domesticus) und Star *(Sturnus vulgaris)* gewählt, die, wie wir später sehen werden, trotz ihrer ungleich langen Brutzeit und verschiedenen Körpergrösse das Gruppentypische in der Hirnentwicklung bei Nestflüchtern und Nesthockern klar erkennen lassen. Zudem wird der Vergleich des Myelinisationsprozesses bei diesen beiden Vogelarten durch verschiedene andere Arbeiten an denselben Objekten wertvoll gefördert.

Unsere Arbeit musste sich auf die wichtigsten Faserzüge innerhalb der verschiedenen Hirnteile beschränken. Der Vergleich homologer Kern- und Faserbereiche wurde durch den Umstand erschwert, dass die morphologischen Grundlagen vor allem beim Vorderhirn noch recht ungenügend sind. Im Anschluss an unsere vergleichenden Untersuchungen über die Myelinisation bei Huhn und Star sei versucht, einen bescheidenen Beitrag zur Diskussion über Markreifung und Funktionseintritt der Nervenfasern zu leisten.

Die vorliegende Arbeit ist unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. Ad. Portmann entstanden. Für seine grosse Anteilnahme und seine vielen, wertvollen Anregungen danke ich ihm recht herzlich.

Ebenso spreche ich Herrn Dr. Ernst Sutter meinen besten Dank aus. Er hatte die Freundlichkeit das Manuskript durchzusehen und mir mit vielen guten Ratschlägen zu helfen.

TECHNIK UND MATERIAL

Wie bereits eingangs erwähnt, wählten wir uns als Untersuchungsobjekte den Star (*Sturnus vulgaris* L.) als Vertreter der Nesthocker und das weisse Leghornhuhn (*Gallus domesticus* L.) als Vertreter der Nestflüchter. Die Beschaffung des Materials bot keine grossen Schwierigkeiten. Die Hühner wurden im elektr. Brutschrank erbrütet und von uns grossgezogen, die Stare auf verschiedenen Entwicklungsstadien aus den Nisthöhlen gesammelt und soweit notwendig im Laboratorium der Zool. Anstalt der Universität Basel aufgezogen. Das Datieren der Hühnerembryonen und der Küken war deshalb sehr einfach. Beim Star zeigte sich auf Grund von Beobachtungen über Eiablage, Brutbeginn und Schlüpfmoment, dass auch bei undatierten Embryonen, an Hand der Länge der Erstlingsdaunen am Hinterkopf vom 10. Embryonaltag weg bis zum Schlüpfen, das Entwicklungsalter recht genau

bestimmt werden kann. Bei den Nestlingen war das Schlüpfdatum meist bekannt oder wurde errechnet, wobei sich Schenkel- und Schwingenmasse als recht brauchbare Indizien erwiesen. Viele Kontrollen ergaben dabei eine Fehlermöglichkeit von höchstens 12—24 Stunden.

Vom Star stellten wir 64, vom Huhn 45 Schnittserien her, zudem je eine Schnittserie von der Elster (*Pica pica* L.), der Wachtel (*Coturnix coturnix* L.) und der Stockente (*Anas platyrhynchos* L.). Andere Präparate standen uns nicht zur Verfügung. Die meist unverzüglich nach der Tötung in 10% Formol fixierten Gehirne wurden nach der Methode von Weigert (Modifikation Kulschinsky) zu 30—35 μ dicken Celloidinschnitten verarbeitet. Zudem stellten wir auch einige Serien Gefrierschnitte her. Die verschiedenen Schnittserien (Sagittal- und Frontalschnitte) verteilen sich in regelmässigen Zeitabständen auf die Gesamtdauer des Myelinisationsprozesses (d. h. vom Erscheinen der ersten Markfasern bis zum Adultzustand). Die Serien der jüngsten Embryonalstadien sind meist vollständig, währenddem wir uns bei spätern Entwicklungsstadien damit begnügten, jeweils nur den 3. oder 4. Schnitt zu färben. Eine grössere Vollständigkeit schien nicht notwendig zu sein.

Für unsere Beschreibungen bezeichnen wir beim Huhn den 21., beim Star den 13. Bebrütungstag als Schlüpftag. Vor diesem Stichtag liegt die Embryonal- und nach ihm die Postembryonalzeit. Als 1. postembryonalen Tag werden die nach dem Schlüpfen folgenden 24 Stunden bezeichnet. Ist vom Schlüpfmoment die Rede, so sind damit wenige Stunden vor und nach dem Schlüpfen gemeint.

Ueber die Art und Weise unserer Messungen von Faserkalibern wird im betreffenden Abschnitt (S. 192) berichtet.

ABKÜRZUNGEN

e-Tag	=	Embryonaltag
pe-Tag	=	Postembryonaltag
E-Tag	=	Entwicklungstag
N.	=	Nervus
Nucl.	=	Nucleus
Tr.	=	Tractus

Weitere Abkürzungen von Namen für Faserbündel und Zellkomplexe erklären sich jeweils aus dem Text.

A. OBLONGATA (HIRNNERVEN UND ZENTRALES LÄNGSBÜNDEL)

In diesem caudalen Anteil des Stammrestes (Portmann 1942) finden wir im Vergleich zu den übrigen Hirnteilen die grösste Häufung markhaltiger Fasersysteme. Sie ist zurückzuführen auf die kräftigen Wurzeln der Hirnnerven, den massigen Strang des zentralen Längsbündels und die vielen andern längs- und quer verlaufenden (Raphe) Fasersysteme. Trotzdem Trochlearis und Oculomotorius nicht mehr der Oblongata zuzurechnen sind, sollen sie im Anschluss an die caudaler liegenden andern Hirnnerven in diesem Zusammenhang besprochen werden.

Zur Klärung der topographischen Verhältnisse dienten uns vor allem die ausführlichen Arbeiten von Sinn (1913), Bok (1915), Kappers (1921) und Weinberg (1928).

1. Hypoglossus (XII).

Dieser fast rein somato-motorische Hirnnerv innerviert die beim Vogel wenig entwickelte Zungenmuskulatur und den Syrinx. Einige seiner Zellen stehen mit nach unten ausgewanderten Zellen des Vagus in naher Verbindung, wo sie nach Kappers (1921) ein Lautbildungszentrum bilden. Der Kern wird ventral von einem feinen Fasernetz umgeben, das sich zur Hypoglossuswurzel verdichtet und als Nervenbündel in ventro-lateraler Richtung die Hirnbasis erreicht.

Am 11. e-Tag erscheinen beim Star, am 12. e-Tag beim Huhn die ersten Markscheiden am untern Ende des Hypoglossus-Kernes. Sie gelangen basalwärts bis auf die Höhe der Olive und sind noch recht schwach gefärbt. Einen Tag später (Huhn 13. e-Tag; Star 12. e-Tag) finden wir sie bereits im ganzen ventralen Wurzelgebiet, vom Kern bis zum Austrittsort an der Hirnbasis. Die anfänglich noch geringe Markfaserzahl nimmt gegen die Peripherie zu ständig ab. Vom Kern dorsalwärts verlaufende Fasern sind beim Star am 12. e-Tag gebildet, beim Huhn erscheinen sie zwischen dem 14. und 15. e-Tag, wo sie bereits in der Raphe sich kreuzen. In den folgenden Tagen erfährt das ganze Fasersystem des Hypoglossus eine merkliche Zunahme markhaltiger Elemente. Beim Star verdreifacht sich die Zahl der Markfasern vom 12. auf den 13. e-Tag. Bereits

am 15. E-Tag erscheint der Hypoglossus beim Huhn und beim Star als kräftiges Markfaserbündel. Die Entwicklung der Markscheiden ist demnach bei Star und Huhn eine recht ähnliche, mit dem Unterschied, dass sie beim Star 1—2 Tage früher beginnt als beim Huhn.

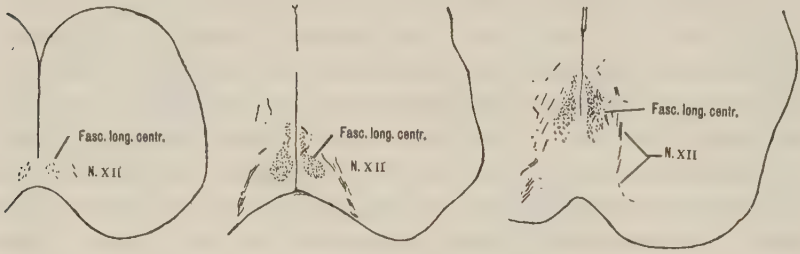


Fig. 1.

Star am 11. e-Tag Star am 13. e-Tag Huhn am 13. e-Tag
Frontalschnitte auf der Höhe des Hypoglossus. Vergr. 1 : 20.

2. Accessorius (XI), Vagus (X) und Glossopharyngicus (IX).

Da die austretenden Wurzeln dieser hintern sensiblen Gruppe von Hirnnerven (Kappers 1921) in sehr enger Berührung zueinander stehen, was die Zugehörigkeit der Markfasern besonders in frühen Entwicklungsstadien sehr schwierig macht, beschränken wir uns hier auf die Myelinisationsverhältnisse beim Vagus.

Der Vaguskern liegt dorsal des Hypoglossuskernes. Seine Wurzelfasern ziehen zum grössten Teil lateralwärts, wo sie dorsal der spinalen Trigeminuswurzel die Oblongata verlassen. Andere weiter rostral gelegene und zu Bündeln zusammengefasste Elemente verlaufen von der Peripherie der Oblongata zur Raphe und kreuzen dort die Fasern der Gegenseite. Wiederum andere, gleichmässig zerstreut liegende Fasern verlaufen von der Kernbasis ventro-lateralwärts. Unterhalb der spinalen Trigeminuswurzel sind sie nicht mehr weiter zu verfolgen.

Beim Star sind im Schlüpfmoment (oder einige Stunden später) die ersten wenigen Markfasern gebildet und zwar an der Stelle, wo die Vaguswurzel die Oblongata verlässt. Beim Huhn finden wir den Myelinisationsbeginn erst am 15. e-Tag, also 2 Tage später als beim Star. Zwei Tage nach dem Erscheinen der ersten Markfasern ziehen myelinisierte Elemente des Vagus bereits als kleine Bündel zur Raphe, ebenso im dorso-lateralen Bereiche des Vagus. Im Vaguskern erscheinen sie beim Star erst am 5. pe-Tag, beim

Huhn zwischen dem 17. und 19. e-Tag. Eine Schnittserie eines 5 pe-Tag alten Stars zeigt sehr schön, wie auch markhaltige Ele-

FIG. 2.

Huhn am 15. e-Tag. Star 48 Stunden alt.
Frontalschnitte auf der Höhe des Vagus. Vergr. 1: 20.

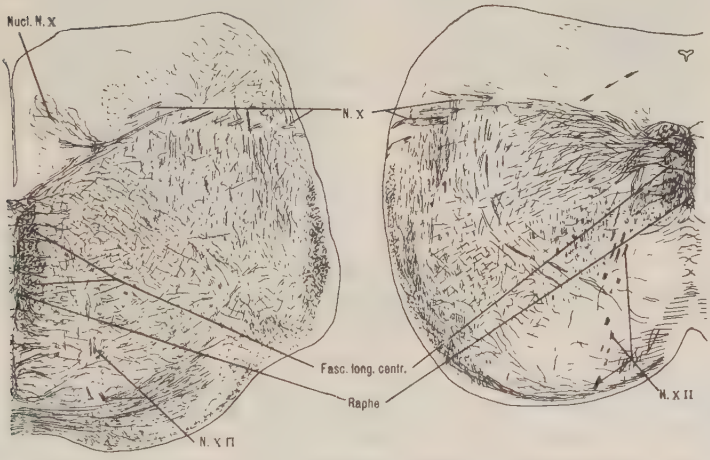


FIG. 3.

Huhn am 21. e-Tag. Star am 9. pe-Tag.
Frontalschnitte auf der Höhe des Vagus. Vergr. 1 : 20.

mente aus dem Nucl. intermedius bis unter den Vaguskern gelangen und sich dort den Fasern der Vaguswurzel anschliessen. Bei Star und Huhn ist der Verlauf der Markbildung derselbe, wiederum mit

dem Unterschied, dass ähnlich wie beim Hypoglossus im Gehirn des Stars die Vagusfasern 2 Tage früher als beim Huhn myelinisiert werden. Das beim Huhn zwischen dem 19. und 21. e-Tag (Schlüpfmoment) erreichte Myelinisationsstadium finden wir beim Star bereits am 17. E-Tag verwirklicht.

3. Octavus (VIII).

In der Beschreibung der Markscheidenbildung des Octavus beschränken wir uns auf die hauptsächlichsten Faserzüge dieses ziemlich

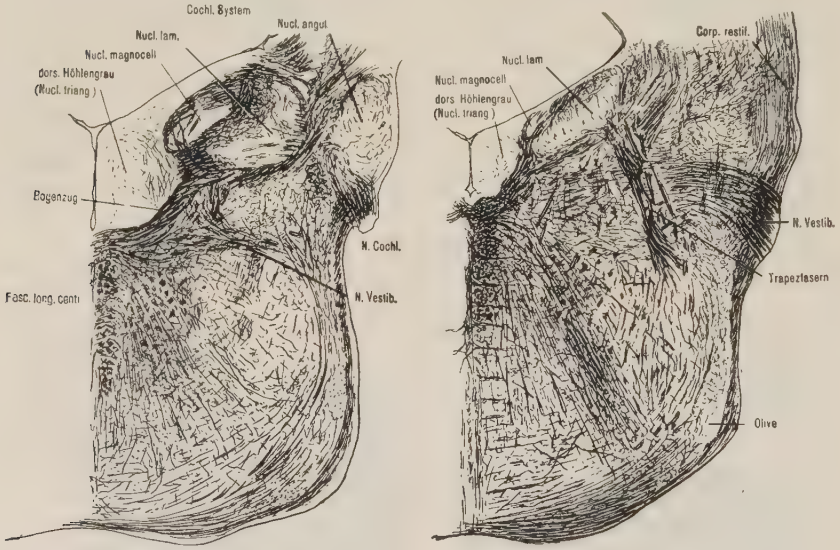


Fig. 4.

Huhn am 21. e-Tag etwas weiter rostral als Fig, 3. Frontalschnitte auf der Höhe des Octavus. Uebersichtsbilder. Vergr. 1 : 18.

komplizierten Systems. Er gliedert sich in einen N. cochlearis und einen N. vestibularis. Der Nucl. magnocellularis und der Nucl. laminaris gelten als die beiden Hauptkerne des Cochlearis. Der erstere ist caudal ein rundlicher Kern, an der dorso-lateralen Oberfläche der Oblongata. Seine Zellsäule schiebt sich rostralwärts immer mehr gegen die Mediane zu, wo er vom ventro-lateral liegenden Nucl. lamin. immer mehr eingebuchtet und schliesslich verdrängt wird. Beide Kerne werden von einem dichten Fasernetz um- und durchsponnen. Im gemeinsamen, stark ausgeprägten Bogenzug kreuzen sie in der Raphe. Vom Nucl. magnoc. zieht der aufsteigende Tr. cochleo-cerebellaris zum lateralen Kern des Kleinhirns. Eine weitere sekundäre Bahn führt zum Nucl. lamin. Ein anderer

Faserzug wendet sich vom grosszelligen Kern zur obern Olive. Aus der ventralen Hälfte des Nucl. lamin. entspringt der Tr. lamino-mesencephalicus (Trapezfasern v. Sinn 1913). Es sind dies Fasern, die aus dem ganzen mittleren Teil, besonders aber aus seiner rostralen Partie austreten. Sie schliessen sich zu lockern Bündeln zusammen und ziehen ventralwärts zur obern Olive und von da in der ventralen Cochlearis-Kommissur zur Raphe. Der Nucl. angularis (Eckkern) liegt extrem dorso-lateral. Markfasern verbinden ihn mit den beiden Cochlearis-kernen.

Als hauptsächliche Endstätte der aufsteigenden Vestibulariswurzel wird der Nucl. tangentialis bezeichnet. Er liegt in der mittleren Höhe der Oblongata, ganz seitlich an ihrer Peripherie. In lockeren Bündeln ziehen aus ihm in breiter Ausdehnung die Fasern zur Austrittstelle der Wurzel. Dabei schneiden sie einen Teil der senkrecht zu ihnen verlaufenden Trapezfasern des Nucl. lamin. Andere Fasern ziehen zur Mediane und kreuzen in der Raphe mit den Fasern der Gegenseite. Nach Kappers (1921) handelt es sich dabei um Fasern, die mit dem Nucl. tangentialis keine Beziehung haben. Die mehr dorsal und dorso-medial gelegene Zellgruppe der aufsteigenden Vestibulariswurzel setzt sich in der Hauptsache aus dem Deiter'schen Kern, dem Nucl. piriformis, dem Nucl. vestibulo-cerebellaris und dem Nucl. bigeminus zusammen. Sie sind untereinander durch auf- und absteigende Fasern verbunden. Von diesen Zellkomplexen steigen Fasern ins Kleinhirn auf, wo sie in dessen Flocke und Rinde enden. Sinn (1913) ordnet auch das im dorsalen Höhlengrau liegende Kerngebiet (Nucl. triangularis) dem Vestibularisgebiet zu und homologisiert es mit dem entsprechenden Kern bei den Säugern. Es wird von einem feinen, regelmässig ausgebildeten Fasernetz durchsponnen.

Die Entwicklung der Markfasern im Cochlearis- und Vestibularisgebiet verläuft bei Star und Huhn in räumlicher und zeitlicher Hinsicht gleichartig. Am 11. e-Tag finden wir bei beiden die ersten Markfasern an derselben Stelle, nämlich nahe der Raphe, im Bereiche des Bogenzuges. Gleichzeitig sind auch die ersten Fasern der transversalen Vestibulariswurzel markhaltig geworden, die bereits am folgenden Entwicklungstag von der Raphe bis zum Wurzelaustritt an der Peripherie der Oblongata zu verfolgen sind. Ferner erscheinen am 12. e-Tag die ersten Markfasern im Deiter'schen Zellkomplex und im Gebiete der Cochleariswurzel. Am 13. e-Tag ist die Verbindung markhaltiger Fasern von der Raphe (Bogenzug) über die beiden Cochlearis-Kerne zum Eckkern und zum Austritt der Wurzel bei Huhn und Star hergestellt. Bereits umspinnt ein schwaches Markfasernetz den Nucl. magnoc. Vom Nucl. lamin. treten die ersten Trapezfasern aus. Sie sind ab-

wärts bis auf die Höhe der transversalen Vestibularisfasern zu verfolgen. Der Eckkern zeigt an seinem caudo-ventralen Ende die ersten Markscheiden. Am 15. E-Tag sind bei Huhn und Star die beiden Cochleariskerne von einem schon recht dichten Fasernetz eingehüllt und z. T. durchzogen. Trapezfasern sind bis zur Olive

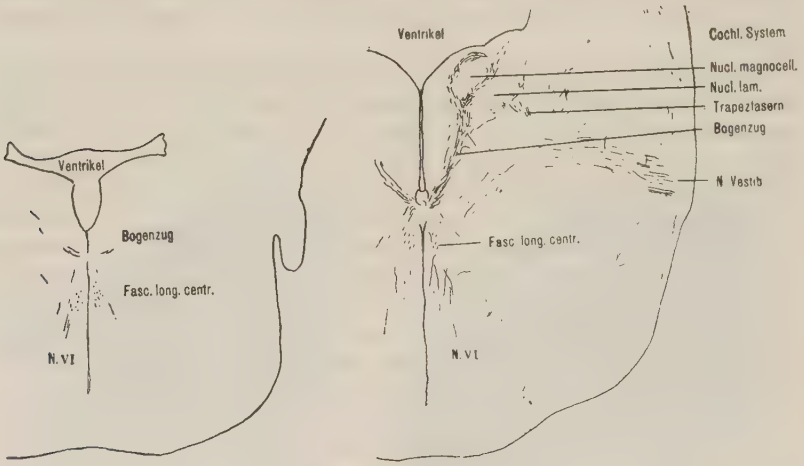


Fig. 5.

Star am 11. e-Tag. Huhn am 13. e-Tag.
Frontalschnitte auf der Höhe des Octavus. Vergr. 1 : 22.

myelinisiert. Zwei Tage später erreichen sie als ventrale Cochleariskommissur die Raphe. Auch die Markfasern aus dem Deiter'schen Kern, die einen ähnlichen Verlauf nehmen, gelangen, nachdem sie 4—5 Tage früher erschienen, um dieselbe Zeit wie die Trapezfasern bis zur Raphe. Neben dieser gleichartigen Entwicklung der Markscheiden im Gebiete des Octavus sind noch einige kleine Unterschiede zu nennen. Markscheiden vom Deiter'schen Kern zum Corpus restiforme sind beim Star am 13. e-Tag gebildet, beim Huhn erst 1—2 Tage später. Dagegen werden beim Huhn (15 e-Tag) die feinen Fasern im Höhlengrau 4 Tage früher myelinisiert als beim Star (7. pe-Tag).

4. Facialis (VII).

Der motorische Facialiskern (der sensible Anteil fällt seiner äusserst geringen Entwicklung wegen für unsere Arbeit ausser Betracht) setzt sich aus einem dorsal gelegenen, stark ausgebildeten und einem schwä-

chern,ventralen Teil zusammen. Die Fasern verlassen den Kern dorsal in einzelnen Strängen. Auf der Höhe des Abducens sammeln sie sich zu einem starken Bündel, das knieförmig in einem spitzen Winkel nach der Seite umbiegt. Ventral der Vestibulariswurzel verlässt der Nerv die Oblongata. Rostralwärts schliessen sich ihm die Fasern des motorischen Trigeminuskerns an, sodass besonders in Frühstadien die Markfasern

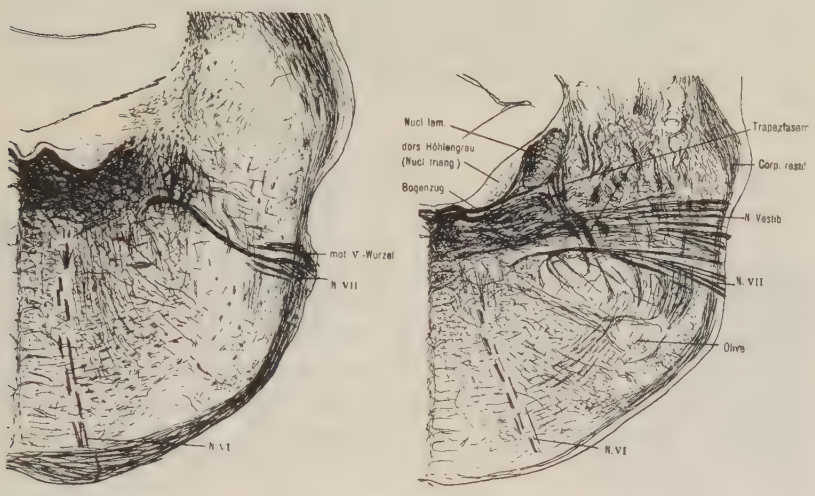


Fig. 6.

Huhn am 21. e-Tag. Star am 9. pe-Tag.
Frontalschnitte auf der Höhe des Facialis. Uebersichtsbilder. Vergr. 1 : 18.

dieser beiden Nerven nicht mehr leicht auseinander gehalten werden können. Vom ventralen Facialiskern ziehen einige Fasern bis zum Knie des dorsalen Anteils, von wo sie nicht mehr weiter verfolgt werden können. Nach Sinn (1913) wenden sich einige von ihnen der Raphe zu, um dort zu kreuzen.

Bei Huhn und Star erscheinen die ersten Markscheiden am 12. e-Tag im Facialisknie mit kurzer Ausdehnung gegen Kern und Austrittstelle der Wurzel. Bis zum 13. e-Tag vermehren sie sich etwas. Sie dehnen sich bis zum Kern und zur Austrittstelle aus. Am 1. pe-Tag gelangen beim Star ganz wenig Markfasern vom ventralen zum dorsalen Kern, nachdem beim Huhn bereits einen Tag früher die ersten dort festgestellt wurden. Am 15. E-Tag finden wir bei beiden im ganzen Facialisgebiet die Markfasern

bereits zu einem kräftigen Bündel vermehrt. Die Myelinisation erfolgt bei Star und Huhn in räumlicher und zeitlicher Hinsicht in derselben Weise.

5. Abducens (VI).

Sein Kern liegt im obern Viertel der Oblongata, hart an der Mittellinie und wird seitlich vom zentralen Längsbündel begrenzt. Seine Fasern bilden mehrere kompakte Bündel, die von seinem ventralen Ende parallel zueinander, in leicht seitlicher Neigung nach unten verlaufen (Siehe Fig. 6).

Am 12. e-Tag sind bei Huhn und Star kurz unterhalb des Kernes und im Kern selbst die ersten Markscheiden gebildet. Am 13. e-Tag erreichen einige der noch wenigen Myelinfasern bereits die Basis der Oblongata. Einen Tag später haben sie sich schon zu schwachen Bündeln vermehrt. Es scheint, dass die nachfolgende Markanhäufung beim Star etwas schneller verläuft, indem die Einzelstränge im Vergleich zum Huhn eine grössere Anzahl Einzelfasern aufweisen. Bis zum 17. E-Tag sind bei beiden die einzelnen Stränge zu markanten Markbündeln geworden.

6. Trigeminus (V).

a) *Motorischer und sensibler Anteil.*

Der motorische Trigeminuskern lässt sich in einen grössern ventralen und einen kleinern dorsalen Anteil trennen. Der dorsale Anteil schliesst unmittelbar rostral an den Facialiskern. Sein Faserbündel zieht von ihm zuerst aufwärts und biegt dann schräg abwärts nach aussen um. Es nimmt dabei einen ganz ähnlichen Verlauf wie die Facialiswurzel, verlässt aber die Oblongata gemeinsam mit den Fasern des ventralen motorischen Kerns ventral vom Facialisbündel. Der grössere ventrale Anteil des motorischen Trigeminuskernes liegt etwas ventro-lateral des dorsalen Anteils. Seine Fasern bilden ein kräftiges Bündel. Dorsal wird es von dem viel stärkeren, etwas aufgelockerten Strang des sensiblen Kerns begrenzt.

Der kuglige bis länglich eiförmige sensible Kern des Trigeminus ist bei allen Vögeln gut ausgebildet und dürfte nach Kappers (1921) vorwiegend für die Innervation des Schnabels verantwortlich sein. Er liegt ganz seitlich in der Oblongata über seinem Wurzelaustritt. Im Adultzustand ist der ganze Kern von einem dichten Fasernetz eingekapselt, das auch sein Inneres durchzieht.

Beim Huhn erscheinen die ersten Markscheiden am 12. e-Tag im mot. Anteil des Trigeminus und am 13. e-Tag in seinem sensiblen Anteil. Wenige Stunden nach dem Schlüpfen (13. e-Tag bis 14. E-Tag) sind beim Star die ersten Markscheiden im mot. Trigeminuskern und am 15. E-Tag im sensiblen gebildet. Das erste Mark entsteht für den mot. Kernteil ganz peripher, wo seine Wurzel die Oblongata verlässt. Am nächsten Tag ziehen andere Markfasern

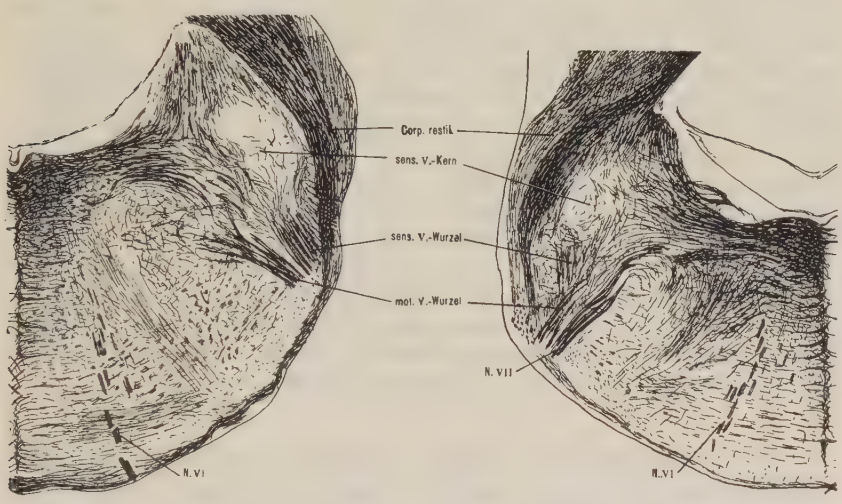


Fig. 7.

Huhn am 21. e-Tag. Star am 9. pe-Tag.
Frontalschnitte auf der Höhe des Trigeminus. Uebersichtsbilder. Vergr. 1 : 18.

medianwärts bis zur Raphe, wo sie sich verlieren. In den folgenden Tagen vermehren sie sich dann sehr rasch. Die Myelinisation des sensiblen Kerns beginnt am untern Kernteil, oberhalb der austretenden Trigeminuswurzel. Der Kern selbst ist noch markfrei. Erst am 17. E-Tag sind bei Huhn und Star im caudalen untern Drittel einige Markscheiden zu sehen. Im ganzen Kerngebiet finden wir Markscheiden beim Huhn am 21. e-Tag, beim Star am 13. pe-Tag (= 25. E-Tag). Die Myelinisation erfolgt also in derselben Reihenfolge bei beiden Vögeln, mit dem Unterschied, dass sie beim Star für beide Kernteile (motorisch und sensibel) 1—2 Tage später einsetzt.

b) *Mesencephalische Trigeminuswurzel.*

Faser- und Kernverhältnisse wurden von Weinberg (1928) bei Sperling, Taube und Ente eingehend beschrieben. Der Kern befindet sich in horizontal sehr flacher Ausbreitung im dorso-medialen Teil der Sehhügel und dehnt sich caudalwärts über dem Aquaeduct im Mittelhirn bis auf die Schnittebene der Trochleariskreuzung aus. Eine Reihe seiner Zellen liegen im Tectum, über dem Ventrikel. Es wird eine *mittlere* und eine *seitliche Zellgruppe* unterschieden. Die mittlere Gruppe erstreckt sich von der Trochleariskreuzung über dem Aquaeduct nach vorn bis auf die Höhe der intertectalen Kommissur. Die Zellen liegen meist einreihig (selten in 2—3 Reihen) nebeneinander. Die seitliche Zellgruppe befindet sich im dorso-lateralen Wulst des Tectum über dem Ventrikel. Sie liegen weiter voneinandern entfernt als die Zellen der mittleren Gruppe. Viele Axone der mittl. Zellgruppe wenden sich scharf caudalwärts, verlaufen im vorderen Teil des Velum bis auf die Höhe des Trochleariskerns, biegen dort seitlich ab. Vor dem Nucl. isthmo-opticus wenden sie sich ventralwärts, bis sie den mot. Trigeminuskern erreichen. Die Fasern der lateralen Gruppe sind auf der Schnittebene, wo der Ventrikel des Tectum sich rostral mit dem Aquaeduct vereinigt, zu Einzelbündeln zusammengefasst. Die meisten verlaufen seitlich zwischen Sehhügel-Ventrikel und Aquaeduct zum starken Marklager des Tectum, event. aber noch weiter peripheriewärts. Andere wenden sich weiter ventralwärts ins Gebiet des Nucl. mesencephalicus lateralis.

Im Fasersystem der mesenc. Trigeminuswurzel werden die ersten Markscheiden am caudalen Ende der mittleren Zellgruppe gebildet, wo sie beim Huhn am 13. e-Tag, beim Star am 15. E-Tag im Aquaeduct erscheinen und auf Sagittalschnitten vom Oculomotoriuskern bis zum Trochleariskern verlaufen. Beim Huhn scheinen einige bereits bis gegen den mot. Trigeminuskern zu ziehen, was beim Star auf diesem Stadium noch nicht mit Sicherheit gesagt werden kann. Zwei Tage später hat sich ihre Zahl stark vermehrt. Beim Huhn biegen einige Markfasern caudal vom Trochleariskern rechtwinklig nach oben um, gegen das Kleinhirn zu. Nach vorn sind einige Myelinfasern bis zum Tectumanfang entstanden. Erst nachdem auf dem ganzen Gebiet der mittleren Zellgruppe der mesenc. Trigeminuswurzel Markscheiden gebildet sind, beginnt die Myelinisation auch bei den Fasern der lateralen Zellgruppe, wobei sie sich von innen lateralwärts mit Mark umhüllen. Beim Huhn sind die ersten dieser markhaltigen Elemente am 17. e-Tag, beim Star am 19. E-Tag, also ebenfalls mit einem zeitlichen Rückstand von 2 Tagen gebildet. In dünnen Strängen

führen sie gegen die Peripherie des Tectum hin, die sie 2 Tage später erreichen. Durch ihr starkes Kaliber unterscheiden sie sich gut von den übrigen Fasern der Sehhügel. Damit ist das ganze Gebiet dieses Fasersystems mit myelinisierten Elementen durchzogen. Die Myelinisation zeigt bei beiden Vögeln einen gleich-

Fig. 8.
Huhn am 13. e-Tag. Star 48 Stunden alt.
Sagittalschnitte: mesenc. Trig. Wurzel. Vergr. 1 : 22.

artigen Verlauf, mit dem Unterschied, dass sie beim Star 2 Tage später beginnt als beim Huhn.

7. Trochlearis (IV).

Der aus grossen Zellen zusammengesetzte Kern des Trochlearis grenzt rostral an die Zellmasse des Oculomotorius. Er liegt etwas vor dem Kleinhirnschenkel. Ventral bis ventro-medial wird er vom starken zentralen Längsbündel getragen. Die meisten Fasern des Trochlearis sammeln sich bei Star und Huhn in vier von einander scharf getrennten, starken Bündeln. Drei von ihnen verlassen den Kern an seinem Scheitelpunkt. Sie wenden sich zuerst leicht seitlich und biegen dann wieder zur Mittellinie um. Der vierte Strang verläuft viel weiter seitlich und gelangt dabei in den Bereich der zum mot. Kern des V. Hirnnerven absteigenden Fasern der mesencephalischen Trigeminuswurzel. Dort biegt das Bündel spitzwinklig um und zieht zur Mitte hin, wo es ge-

meinsam mit den übrigen 3 Bündeln des Trochlearis über dem IV. Ventrikel sich mit den Bündeln der Gegenseite kreuzt. Von der Mitte der Oblongata zieht der Trochlearis als geschlossener Nervenstrang nach aussen. Eine weitere, aber viel kleinere Zahl von Markfasern zieht vom Trochleariskern ventralwärts, wo sie sich in der untern Oblongata-Hälfte verlieren. Dabei ziehen sie durch das zentrale Längsbündel hindurch, ob sie dabei mit ihm in Verbindung stehen, konnte nicht beobachtet werden.

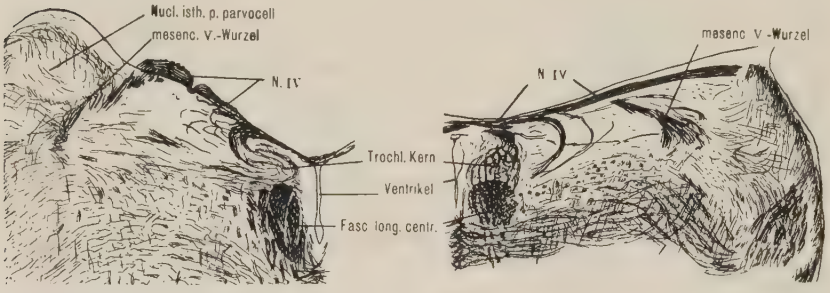


Fig. 9.
Huhn am 21. e-Tag (linke Hälfte). Wachtel am 2.-3. pe-Tag (rechte Hälfte). Frontalschnitte auf der Höhe des Trochlearis. Vergr. 1 : 20.

Bei Star und Huhn erscheinen die ersten Markscheiden am 13. e-Tag. Sie entstehen im Kerngebiet selbst oder dorsal von ihm, an der Stelle, wo wir später die markanten Faserstränge finden. Ganz wenige Markfasern (beim Star gefunden) streben auf diesem Entwicklungsstadium vom Kern ganz kurz ventralwärts. Die Myelinisation nimmt in der Folge einen sehr raschen Verlauf. Zwei Tage nach dem Auftreten der ersten Markscheiden finden wir beim Huhn auf Sagittalschnitten 30 quer getroffene Markfasern, beim Star deren sogar 50. Die 4 Stränge sind auf ihrer ganzen Ausdehnung mit einer Reihe von Markscheiden deutlich markiert. Unterhalb des Kernes ziehen Markscheiden ventralwärts. Der 17. E-Tag zeigt uns eine weitere starke Vermehrung myelinisierter Fasern, woran auch die ventral vom Kern austretenden Markscheiden beteiligt sind. Sie sind zu einem lockeren Bündel herangewachsen. Auf Sagittalschnitten zählen wir im Querschnitt des Trochlearis bei Star und Huhn 150—200 Markfasern. Sie haben sich innert 4 Tagen vervierfacht. Die Myelinisation zeigt bei Star und Huhn grösste zeitliche Uebereinstimmung.

8. Oculomotorius (III).

Kappers (1921) unterscheidet im Kerngebiet des Oculomotorius vier verschiedene Kerngruppen. Der *ventro-mediale* Teil liegt der Raphe eng an. Caudal reicht er knapp auf die Höhe des über ihm gelegenen dorso-lateralen Teiles, welcher auch in rostraler Richtung etwas über ihn hinausragt. Dorsal wird er vom zentralen Längsbündel begrenzt. Nach unten läuft er spindelförmig aus. Der *dorso-laterale* Teil dehnt sich in seiner Längsrichtung am weitesten nach vorn und hinten aus. Caudal berührt er die vordersten Zellen des Trochleariskernes und rostral den vor ihm liegenden Kern des zentralen Längsbündels. Der *dorso-mediale* Teil, als obere Fortsetzung des ventro-medialen Teiles grenzt hart an die Mittellinie. Seitlich steht er beim Huhn in Verbindung mit dem dorso-lateralen Teil. Beim Star aber schiebt sich das zentrale Längsbündel dazwischen, sodass sich die Kernteile nur an ihrer untersten Randzone berühren. Dazwischen verlaufen dort die Fasern aus dem *Nucl. accessorius III* und dem dorsalen Gebiet des dorso-lateralen Teils abwärts, sodass die Abgrenzung sehr deutlich wird. Beim Huhn liegen diese beiden Kerngebiete eng nebeneinander, wobei der dorso-laterale Teil etwas weiter nach oben reicht. Der *Nucl. accessorius III* bildet die dorsalste Kerngruppe des Oculomotorius. Er soll sich nach Kappers (1921) durch seinen kleineren Umfang und die geringere Färbbarkeit der Zellen von den 3 übrigen Gruppen unterscheiden. Beim Star wurde aber festgestellt, dass seine etwas locker gelagerten Zellen auf Frontalschnitten einen viel grösseren Raum einnehmen als jeder der drei andern Teile. Beim Huhn ist dieser Unterschied weniger gross. Rostral reicht er ungefähr auf dieselbe Höhe wie der dorso-laterale Teil, caudal aber nur bis auf zwei Drittel dessen Ausdehnung. — Innerhalb des Oculomotoriuskerns nimmt die Faserzahl von oben nach unten ständig zu. Die meisten Fasern aus dem Nucl. accessorius und dem dorso-lateralen Teil sammeln sich seitlich des dorso-lateralen Teiles, verlaufen dann leicht einwärts nach unten, wo sie zwischen Raphe und dem ventro-medialen Teil zu liegen kommen. Dort kreuzen sie oder streben mit andern Fasern ventralwärts. Auch die meisten Fasern der andern Kerngebiete verlaufen leicht gegen die Mitte zu, um dann gesammelt am untern Ende des Kerns den markanten Oculomotorius zu bilden. Zu starken Bündeln zusammengefasst verlässt der Oculomotorius caudal vom Chiasma opt. die Hirnbasis. — Aus dem dorso-lateralen Kern und in kleinerem Masse auch aus dem Nucl. accessorius ziehen wenige Fasern dorso-lateralwärts ins Gebiet der Commissura posterior.

Die ersten Markscheiden finden wir am caudo-ventralen Ende des ventro-medialen Kernteiles. Beim Star sind sie dort am 12. e-Tag etwas weiter entwickelt als beim Huhn am 11. e-Tag. Sie sind nur ganz kurz abwärts zu verfolgen, erreichen aber bei beiden Vögeln

schon am 13. e-Tag in gradlinigem Verlauf die Austrittsstelle des Nerves. Im Kern selbst entwickeln sich die Markscheiden von unten nach oben. Am 13. e-Tag sind die ersten im dorso-medialen und dorso-lateralen Teil und erst am 15. E-Tag die ersten auch im untersten Teil des Nucl. accessorius. Unterdessen ist das Nervenbündel durch rasche Vermehrung der Markscheiden recht stark geworden. Viele der Fasern kreuzen in der Raphe. Erst am 21. E-Tag ist auch der Nucl. accessorius von recht vielen Markfasern durchzogen. Einige von ihnen verlaufen lateralwärts in den Bereich der Commissura post., die meisten aber sammeln sich in seinem untern Ende und durchziehen die darunter liegenden Kernteile in starken Bündeln. Die Myelinisation verläuft bei Star und Huhn in grosser zeitlicher Uebereinstimmung.

9. Fasciculus longitudinalis centralis (zentrales Längsbündel).

Als einer der stärksten Faserstränge durchzieht das zentrale Längsbündel das ganze Myelencephalon. Seine Fasern schmiegen sich in diesem hintersten Hirnteil der Mittellinie eng an. Von den kreuzenden Fasern der Raphe wird es zu starken Strängen zusammengefasst. Wo der IV. Ventrikel caudal seine grösste Tiefe erreicht, wendet es sich um ihn etwas schräg dorsalwärts herum und zieht weiter nach vorn. Nachdem es am Boden des Trochleariskerns vorbei gezogen ist, legen sich seine Fasern hart an die Seite des Oculomotoriuskerns, den sie gegen die Mediane hin stark eindellen. Rostral davon dringen sie in den Kern des Fasc. longitudinalis centralis ein. Dieser Zellkomplex bildet eine massige Zellsäule, die sich dorsal an das rostrale Ende des medialen Teiles des Oculomotorius anlehnt. Anhand von Kalibermessungen konnten wir feststellen, dass im Fasc. long. centr. die mächtigsten Markfasern im ganzen Vogelhirn vorkommen. Beim adulten Huhn messen die gröbsten Fasern unter ihnen 12 μ, beim Star 10 μ.

Im zentralen Längsbündel finden wir beim Huhn und beim Star am 11. e-Tag die ersten Markscheiden, wo sie vom Rückenmark herkommend in der Oblongata bis ans hintere Ende des IV. Ventrikels gelangen. Die Zahl der myelinisierten Elemente ist caudal etwas geringer als weiter vorn, wo wahrscheinlich Elemente aus dem bereits reichlich mit Markscheiden versehenen Cochlearissystem in den Fasc. long. centr. übertreten. Ebenso scheinen auf dieser Schnitthöhe Fasern ventralwärts aus dem Längsbündel auszutreten, was zu einer weitern Verminderung der weiter rostral

verlaufenden Faserzahl beiträgt. Am 13. e-Tag erreichen die ersten Markfasern das Kerngebiet des Längsbündels, nachdem beim Star am 12. e-Tag schon einige Fasern bis zum Oculomotorius gelangen. Am 12. e-Tag finden wir sie beim Huhn bis knapp zum IV. Ventrikel entwickelt. Doch dürfte diese kleine Differenz kaum von nennenswerter Bedeutung sein. Bemerkenswert ist die sehr rasche Vermehrung der Markfasern zwischen dem 13. und 17. E-

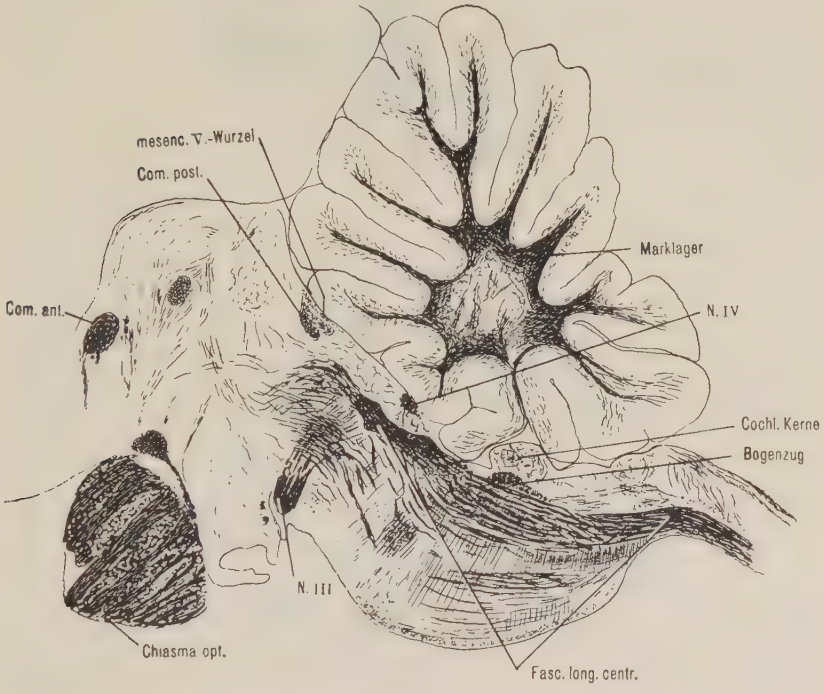


Fig. 10.
Star ad., Sagittalschnitt: Oculomotorius und Fasc. long. centr. Vergr. 1 : 7.

Tag, wo sie sich versechsfachen (13. e-Tag beim Huhn 150 Querschnitte gezählt, am 17. e-Tag deren 1000; ähnliches Ergebnis auch beim Star). Am 15. E-Tag zeigen sich die ersten Markfasern innerhalb des Kerns. Im Zellkomplex verlaufen sie nach unten. Am selben Entwicklungstag laufen beim Huhn andere Markfasern zur Commissura posterior, in welchem Fasergebiet noch keine Markscheiden gebildet sind. Beim Star ist diese Verbindung ein-

deutig erst am 17. E-Tag hergestellt. Auch in diesem Fasersystem stellen wir wiederum bei Star und Huhn grosse zeitliche Uebereinstimmung fest.

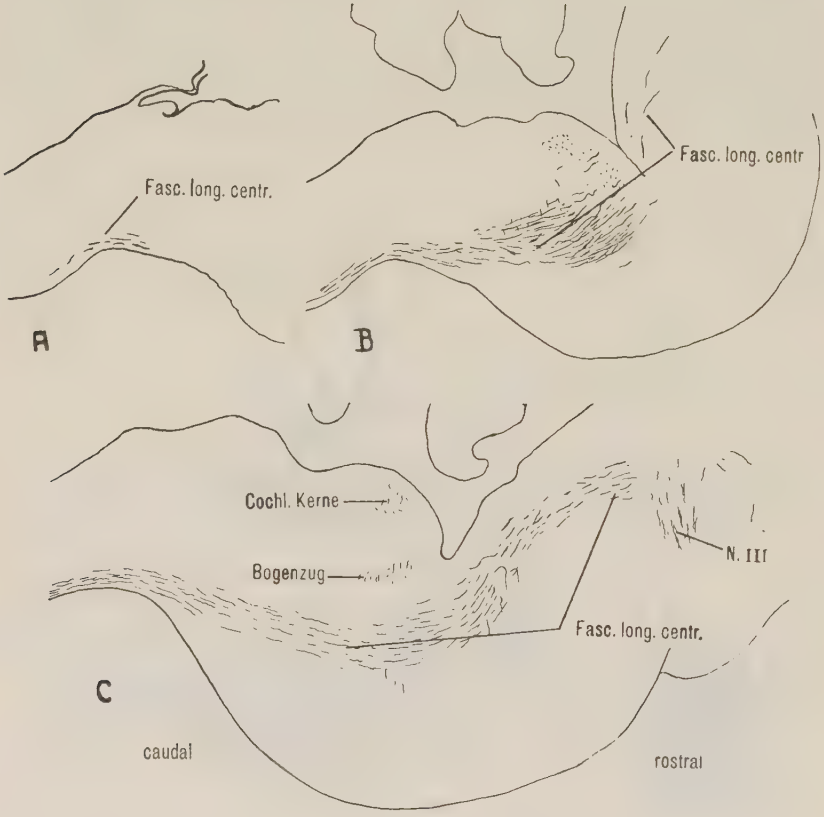


Fig. 11.
A: Huhn 11. e-Tag, B: Star 12. e-Tag, C: Huhn 13. e-Tag. Sagittalschnitte: Fasc. long. centr., Vergr. 1 : 16.

B. KLEINHIRN

Die Kern- und Faserverhältnisse im Kleinhirn des Vogels sind von Shimazono (1912) eingehend bearbeitet worden. Dabei wurde auch die Markscheidenentwicklung einiger Faserzüge beim Huhn verfolgt. Für unsere Untersuchungen halten wir uns an die dort benutzte Nomenklatur.

Das bei den Vögeln gut ausgebildete Kleinhirn hat beim Huhn

eine seitlich abgeflachte, kugelige Form. Beim Star ist es von hinten nach vorn etwas zusammengedrängt. Es setzt sich aus einem

Fig. 12.
Star ad., Huhn ad.,
Sagittalschnitte: Kleinhirn. Uebersichtsbilder. Vergr. 1 : 6.

starken Mittelstück und aus zwei seitlichen Anhängen zusammen, die von Kappers (1921) mit den Flocken der Säuger homologisiert wurden. Beim Star sind diese beiden aurikulären Anteile des hintern Kleinhirnlappens verhältnismässig lang und dünn, sichelartig nach unten gebogen, beim Huhn dagegen kürzer und dicker, nur schwach caudo-ventral gekrümmt. Die Fissura primaria und

die Fissura praepyramidalis gliedern das Kleinhirn in einen Lobus anterior, einen Lobus medius und einen Lobus posterior. Der Lob. ant. gliedert sich in weitere vier Lappen; Pyramide, Uvula und Nodulus bilden den Lob. post. Von den drei Lappen des Lob. med. ist der vorderste am mächtigsten ausgebildet. Beim Huhn sind sie alle an ihrem Ende nochmals in zwei Falten gegabelt. Beim Star bleiben dagegen die verhältnismässig dünnen caudalen Lappen unverzweigt, der vordere aber ist dreifach gefaltet.

Die mediane graue Substanz des Kleinhirns lässt sich nach Shimazono (1912) in zwei hauptsächlichste Kerngebiete unterteilen, den Nucl. lateralis cerebellaris und den Nucl. medius. Der letztere gliedert sich caudal in eine ventrale und eine dorsale Hälfte.

1. Grössere nervenbahnen.

Um vergleichbare Werte in der Myelinisation des Kleinhirns bei Huhn und Star zu bekommen, verfolgten wir die Markscheidenbildung bei folgenden zu- und wegführenden Nervenbündeln: Tr. spino-cerebellaris (Verbindung mit Oblongata und Rückenmark), Tr. tegmento-cerebellaris (Verbindung mit Thalamus), Tr. bulbocerebellaris (Verbindung mit der Oliva superior) und Wallenberg'sche Kommissur. Ferner verfolgten wir die Myelinisation innerhalb der einzelnen Lobi und speziell in der Rinde der Flocke und dem untersten Lappen des Lobus anterior.

Der *Tr. spino-cerebellaris* gelangt vom Rückenmark in die Oblongata. Als starkes Faserbündel wendet er sich dorsal der Vestibulariswurzel aufwärts in den Kleinhirnstiel. Nach Shimazono (1912) teilt sich das Bündel ventral des Nucl. lateralis cerebellaris in zwei Aeste, welche diesen Kern beidseitig umfassen.

In seinem Bereich erscheinen die ersten Markscheiden beim Huhn am 13. e-Tag, im seitlichen Teil des Kleinhirnstiels. Shimazono fand sie dort schon am 12. e-Tag. Einige dieser Fasern begeben sich vom ventralen Ende des Nucl. laterialis cerebellaris medial- und lateralwärts dieses Kerns. Am 15. e-Tag sind Markfasern in der medialen Kreuzung festzustellen. Einige von ihnen verlieren sich im Nucl. medius. Auch die Markfasern des lateralen Astes haben sich dorsalwärts bis auf diese Höhe entwickelt. Beim Star finden wir die ersten Markfasern bei einem 48 Stunden alten Nestling (14.—15. E-Tag), in schon ziemlich grosser Zahl, nachdem bei einem 14 E-Tag alten Star noch keine gefunden wurden. In dorso-

lateraler Richtung reichen sie bis kurz über das obere Ende der Flocke. Medialwärts kreuzen sie mit den Fasern der Gegenseite.

Der Kern des *Tr. tegmento-cerebellaris* (Bindearm nach Edinger 1896) soll nach Edinger in der Haube, am caudalen Ende des Zwischenhirns liegen. Etwas caudal davon kreuzen sich die Faserzüge der beiden homologen Ganglien und verlaufen dann dorsalwärts gerichtet ins Kleinhirn.

Beim Huhn sind am 13. e-Tag die ersten feinen Markscheiden gebildet. Leicht gehäuft finden wir sie im vorderen Kleinhirnstiel. Ventralwärts davon nehmen sie an Zahl rasch ab. Die untersten reichen knapp über die Markfasern der mesenc. Trigeminuswurzel hinaus. Bis zum 15. e-Tag vermehren sie sich stark. Einige von ihnen erreichen die Kreuzungsstelle. Am 17. e-Tag sind sie bereits derart zahlreich geworden, dass sie auf den Schnitten als Band erscheinen. Beim Star sind die ersten Markscheiden dieses Bündels am Ende des 15. E-Tages gebildet, also 2 Tage später als beim Huhn. Auch die weitere räumliche Entwicklung der Markscheiden zeigt in diesem Bündel beim Star einen Rückstand von 2 Tagen.

Die Fasern des *Tr. bulbo-cerebellaris* ziehen von der Oliva superior seitlich vom Deiter'schen Kern in den Kleinhirnstiel. Dort mischen sie sich mit den andern auf- und absteigenden Fasern des Corpus restiforme. Shimazono (1912) nimmt an, dass seine Elemente cerebellifugal leiten.

Die ersten Markfasern erscheinen beim Huhn am 15. e-Tag, wo wir sie in schon recht grosser Zahl antreffen, ganz ähnlich wie auch beim Star am 15.—16. E-Tag. Sie verlaufen von der obern Olive bis zum Nucl. lateralis cerebellaris. Im Gegensatz zu den beiden oben besprochenen Faserbündeln finden wir im Tr. bulbocerebellaris, und wie wir später sehen werden, auch in der Wallenberg'schen Kommissur, in räumlicher und zeitlicher Hinsicht Uebereinstimmung bei Star und Huhn.

Die Wallenberg'sche Kommissur, deren Ursprung noch unbekannt zu sein scheint, verläuft nach ihrer Kreuzung im untern Teil der Raphe parallel zur Hirnoberfläche nach oben. Seitlich des quer getroffenen Tr. spino-cerebellaris begeben sich ihre Fasern in den Kleinhirnstiel, um gemeinsam mit diesen Fasern ins Kleinhirn zu gelangen. Einzelne Elemente sollen nach Shimazono (1912) in die Flocke abgegeben werden.

Bei Huhn und Star finden wir die ersten Markscheiden am 15. E-Tag, etwas dorso-lateral der obern Olive. Sie sind ganz kurz aufwärts gegen den Kleinhirnstiel hin zu verfolgen. Am 17. E-Tag

haben sich die ersten Markscheiden dieser Kommissur bis zur Raphe entwickelt. In ihrer dorsalen Ausdehnung verlieren sie sich im dichten Faserbündel des Corpus restiforme.

2. Rinde und marklager einer kleinhirnlamelle.

Beim gleichmässigen Fortschreiten des Myelinisationsprozesses innerhalb der oben besprochenen Faserbündel war zu erwarten,

Fig. 13.
Huhn A: 17. e-Tag, B: 21. e-Tag, C: ad. Sagittalschnitte: Kleinhirnlamelle. Vergr. 1 : 20.

dass der zeitliche Abstand der Markscheidenbildung (Rückstand beim Star von 2 Tagen für Tr. spino-cerebellaris und Tr. tegmento-cerebellaris) auch an den Endstellen dieser Bündel, nämlich in der Kleinhirnrinde, zum Ausdruck kommen musste. Dies ist tatsächlich der Fall. Als Vergleichsobjekt für die Markscheidenbildung im Innern des Kleinhirns (Marklager und Rinde) wählten wir uns vorerst die über der Lingula liegende Lamelle des Lob. anterior. Beim Star verzweigt sich das Marklager innerhalb dieser Lamelle in eine nach vorn und eine nach unten gerichtete Falte. Beim Huhn dagegen unterbleibt diese Gabelung. (Siehe Fig. 13.)

Die ersten feinen Markfasern erscheinen beim Huhn am 15. e-Tag im Marklager des Lappens und dringen ungefähr bis in dessen Mitte vor. Dasselbe Schnittbild zeigt der Star an seinem 5. pe-Tag (17. E-Tag), also 2 Tage später als beim Huhn. Am 19. e-Tag sind beim Huhn die ersten Myelinelemente bis an die Purkinje'sche Zellschicht vorgedrungen, beim Star am 12. pe-Tag, was einen Rückstand von 5 E-Tagen für den Star bedeutet. Am Schlüpftag finden wir beim Huhn die ersten Markfasern, die angrenzend an die Purkinje'sche Zellschicht parallel zu ihr verlaufen, beim Star erscheinen sie zum ersten Mal am 19. pe-Tag. Damit ist beim Star

in dieser Kleinhirnfalte auf die Ausflugszeit hin ein ähnlicher Bildungsgrad der Markscheiden erreicht, wie beim Huhn zwischen dem 10.—20. pe-Tag.

3. Rinde und marklager in der flocke.

Besondere Beachtung schenkten wir dem Myelinisationsprozess in der *Flocke*. Nach den Feststellungen von Shimazono (1912)

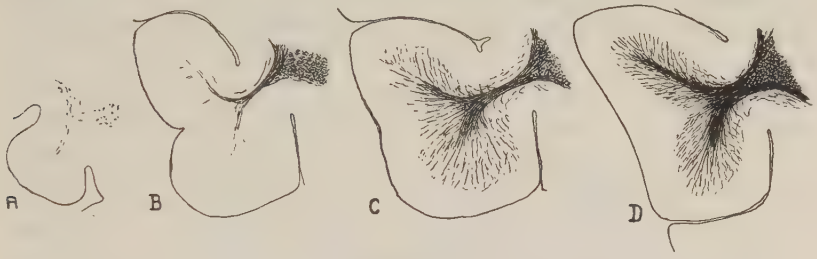


Fig. 14.
Star A: 4. pe-Tag, B: 9. pe-Tag, C: 12. pe-Tag, D: ad. Sagittalschnitte: Kleinhirnlamelle. Vergr. 1 : 20.

verlaufen Fasern vor allem aus dem Oktavusgebiet (Tr. octavofloccularis) in die Rinde der Flocke. Er beobachtete ferner, dass dieser Kleinhirnteil im Anschluss an die Markscheidenbildung des Oktavus v o r allen andern Rindenteilen des Kleinhirns myelinisierte Fasern aufweist. Diese Feststellung bestärkte Kappers (1921) in der Ansicht, dass die Flocke als ein altertümlicher Anteil des Kleinhirns aufgefasst werden müsse. Shimazono fand beim Hühnerembryo am 17. Entwicklungstag n u r in der Rinde der F l o c k e Markscheiden. Wir möchten schon jetzt darauf hinweisen, dass wir auf jenem Entwicklungsstadium bereits markhaltige Fasern in der Körnerschicht anderer Kleinhirnlamellen (z. B. Uvula) ebenfalls gefunden haben. Beim Huhn finden wir am 15. e-Tag an der Basis der Flocke die ersten, ihrem Innern zugerichteten Markfasern; sie dringen aber noch nicht in die Körnerschicht (innerste Rindenschicht) ein. Auch am 19. e-Tag gelangen sie in der Granularschicht noch nirgends bis zur Schicht der Purkinje'schen Zellen heran. Erst am 21. e-Tag ist die Markbildung so weit fortgeschritten. Der Myelinisationsprozess verläuft demnach eher langsamer als in der oben beschriebenen untersten

Lamelle des Lobus anterior. Beim Star finden wir am 5. pe-Tag ähnliche Markverhältnisse wie beim Huhn am 15. e-Tag (Beginn). Die PURKINJE'sche Zellschicht wird beim Star erst zwischen dem 11. und 13. pe-Tag erreicht, was einen Rückstand im Vergleich zum Huhn um 2—3 Tage bedeutet.

4. UEBRIGE KLEINHIRNRINDE.

Nachdem der Myelinisationsprozess der Flocke und der untersten Lamelle des Lob. anterior kurz beschrieben wurde, soll hier

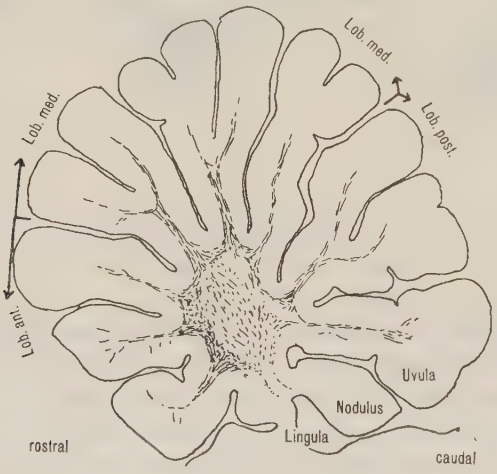


FIG. 15.
Huhn am 17. e-Tag, Sagittalschnitt: Kleinhirn. Vergr. 1 : 14.

noch ein knapper Ueberblick über die Entwicklung der Markscheiden anhand von medialen Sagittalschnitten für das ganze Kleinhirn gegeben werden.

Die ersten Markfasern im Kleinhirn (Elemente des Tr. spinocerebellaris) durchziehen beim Huhn am 13. e-Tag in dorsaler Richtung den Kleinhirnstiel, gelangen aber noch nicht bis zum spätern Marklager der einzelnen Lamellen. Am 15. e-Tag dringen einzelne Myelinfasern bis in die 2. Hälfte der beiden untern Lamellen des Lob. anterior ein. In der obern Lamelle sind sie noch etwas weiter zurück geblieben. Auch in der Uvula und der Pyramide reichen die Markscheiden aus dem Kleinhirnkörper kurz

in diese Lamellen hinein, währenddem in den Lamellen des Lobus medius nur an der Basis wenige Markscheiden gebildet sind. Am 17. e-Tag finden wir die ersten Markscheiden im Lager der Lingula und des Nodulus, wo sie knapp über deren Basis hinausreichen. Im Lob.anterior sind die Markfasern am Ende des Marklagers angelangt. Seitliche Abzweigungen in die Körnerschicht fehlen aber noch. Auch in der Uvula und der Pyramide ist die Entwicklung stark vorwärts geschritten, sodass nun die längsten Markfasern wenigstens in der Uvula in peripherer Richtung die Körnerschicht fast erreichen. In der Pyramide kommen die Markscheiden ungefähr bis zur Hälfte an die Körnerschicht heran. Einen ähnlichen Entwicklungsstand finden wir auch im Lob. medius, nur dass dort die Markscheidenbildung noch etwas weiter zurück ist als in der Pyramide. Am 19. e-Tag ist die Körnerschicht im Lob. anterior von einzelnen Markfasern durchzogen. Wir finden sie auch in der Lingula, dem Nodulus und der Uvula. In der Pyramide und den Lamellen des Lob. medius sind sie sehr viel spärlicher anzutreffen. Dieser Rückstand im Lob. medius tritt am Schlüpftag noch deutlicher in Erscheinung. In seinen Falten ist nur wenig Myelin vorhanden, währenddem die beiden andern Lobi bereits ein reiches Markfasernetz bekommen haben. Erst am 20. pe-Tag scheint in der Rinde der 3 Kleinhirn-Lobi ein gleichartiger Myelinisationsgrad erreicht zu sein.

Im Kleinhirn des Stars verläuft der Myelinisationsprozess ganz ähnlich wie beim Huhn. Auch beim Star werden Marklager und Rinde im Lobus medius 2 Tage später myelinisiert als im vordern und hintern Lappen. Dagegen ist der zeitliche Verlauf der Markscheidenbildung etwas verschieden. Beim Star erscheinen die ersten Markscheiden erst am 17. E-Tag im Innern des Kleinhirnkörpers. Da sie um diese Zeit schon recht zahlreich gebildet sind, darf angenommen werden, die ersten unter ihnen seien zwischen dem 3. und 5. pe-Tag gebildet worden. Sie ziehen kurz ins Marklager des Lob. anterior, im Lob. med. und posterior fehlen sie noch. Bei der spätern Entwicklung bleibt der Lob. medius wie beim Huhn gegenüber den beiden andern Lobi um 2 Tage im Rückstand. Aber bereits 14 Tage später, am 19. pe-Tag scheint er aufgeholt zu sein. Um die Ausflugszeit des Stars (19.—21. pe-Tag) ist im Kleinhirn des Stars ungefähr derselbe Entwicklungszustand erreicht wie beim Huhn zwischen dem 10. und 20. pe-Tag. Der Myelinisa-

tionsprozess verläuft demnach im Kleinhirn des Stars, nach einem durchschnittlichen Anfangsrückstand von 2 Tagen, schneller als beim Huhn. Auf diesen beschleunigten Differenzierungsprozess werden wir später bei der Besprechung unserer Untersuchungsergebnisse zurückkommen.

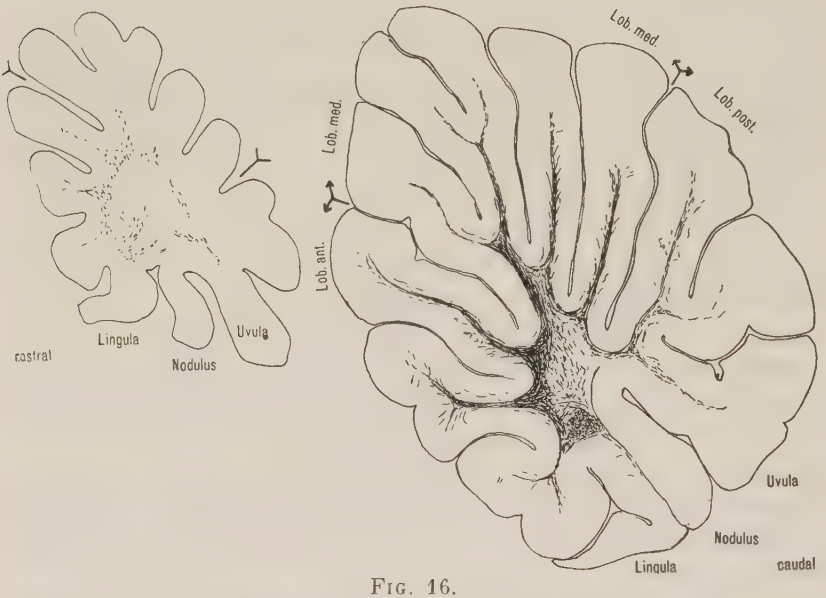


Fig. 16.
Star am 4. pe-Tag, am 9. pe-Tag.
Sagittalschnitte Kleinhirn. Vergr. 1 : 24.

C. MITTELHIRN

Als Vergleichsbasis der Myelinisation im Mittelhirn von Huhn und Star wählten wir wiederum einige wichtige, leicht identifizierbare Faserzüge und Kerngebiete. Als topographische Grundlagen dienten uns die Arbeiten von Kappers (1921), Groebbels (1924), Huber und Crosby (1929).

In Uebereinstimmung mit der ausgesprochen optischen Orientierungsweise der Vögel und der damit verbundenen starken Ausbildung des Augenbulbus haben auch die Corpora bigemina als optische Zentren eine relativ grosse Ausdehnung erfahren. Sie werden vom Klein- und Vorderhirn weit seitlich nach unten und vorn gedrängt, sodass sie beim Huhn eine laterale, beim Star sogar eine ventro-laterale

Lage einnehmen. Eine dünne Lamelle verbindet die beiden Sehhügel miteinander. Der Ventrikel des Tectum opticum wird durch die starke Ausdehnung des ventro-medial von ihm liegenden Nucl. mesencephalicus lateralis zu einem schmalen Schlitze eingeengt, sodass die Ventrikelinnenwände sich fast berühren. Das starke Marklager und, weiter rostral, der Ventrikel trennen das Tectum vom Subtectum. Im Tectum können verschiedene Zellschichten unterschieden werden, die napfförmig übereinander liegen und mit zellarmen Schichten abwechseln. Auf der Höhe der hintern Kommissur und weiter vorn, wo die Ventrikel der Corp. big. mit dem Aquaeduct verschmelzen, treffen wir auf Frontalschnitten über dem Aquaeduct die nebeneinander liegenden grossen Zellen des lateralen Teils der mesenc. Trigeminuswurzel, die sich über dem Ventrikel bis weit ins Tectum hinein fortsetzen. Ihre Markscheidenentwicklung wurde bereits weiter oben im Zusammenhang mit dem Trigeminus beschrieben.

Im Subtectum finden wir als stark massierten Zellkomplex den Nucl. isthmo-opticus, den Nucl. isthmi pars principalis, den Nucl. mesenc. lateralis pars dorsalis und den Nucl. semilunaris.

1. Subtectum.

Unter dem Ventrikel finden wir als grössten Kern des Subtectum den Nucl. mesencephalicus lateralis pars dorsalis. Er wächst im Verlauf der Hirnentwicklung gegen den Ventrikel, an den er oben eng anzuliegen kommt. Dieser ovale Kern ist auf den nach Weigert hergestellten Schnitten etwas dunkler gefärbt als die ihn umgebende Kernkapsel. Mit ihr zusammen nimmt er im medialen Teil des Subtectum fast den ganzen Raum unterhalb des Ventrikels ein und dehnt sich nach vorn ziemlich weit aus. Der Nucl. isthmi pars principalis, ein fast ebenso ausgedehntes Kerngebilde, liegt ventral, leicht ventro-medial vom Nucl. mesenc. lat. und nimmt den grössten Teil des hintern Subtectum ein. Er grenzt dort an das Marklager des Tectum, das ihn nach aussen abschliesst und gliedert sich in einen äussern grosszelligen (magnocellularis) und einen innern kleinzelligen (parvocellularis) Abschnitt. Der grosszellige Teil liegt dem kleinzelligen kappenförmig als schmale Lamelle auf und grenzt ihn gegen das Tectum hin ab. Unten und oben erfährt er eine Verdickung, sodass er besonders auf Sagittalschnitten als hantelförmiges Gebilde zur Darstellung gelangt. Der grosszellige Kern reicht caudal einwärts bis ans Ende des Mittelhirns und grenzt auf der Höhe des Trochlearis an die Oblongata. Der Isthmuskern erfährt nach Huber und Crosby (1929) mit seinem grosszelligen und kleinzelligen Anteil bei den von ihnen untersuchten Vögeln überall eine ähnliche Ausbildung. Beim Star scheint er etwas weiter caudo-ventral- sowohl als rostralwärts verlagert als beim Huhn. In seinem mehr caudo-ventralen Bereich grenzt er gegen die Hirnmitte zu an den Nucl. semilunaris. Da dieser letztere mit dem Nucl. isthmi pars principalis in sehr enger Verbindung steht,

glauben Huber und Crosby (1929), ihn als integrierenden Teil dieses Kerns bezeichnen zu dürfen. — Der Nucl. lemnisci lateralis (Nucl. semilunaris lat. nach Kappers) dehnt sich dorsalwärts in seinem vordern Teil in das subtectale Gebiet aus, wo er ventro-medial vom Nucl. semilunaris und medial vom Nucl. isthmi pars principalis parvocellularis zu liegen kommt. Weiter caudal wird er etwas grösser und verschwindet

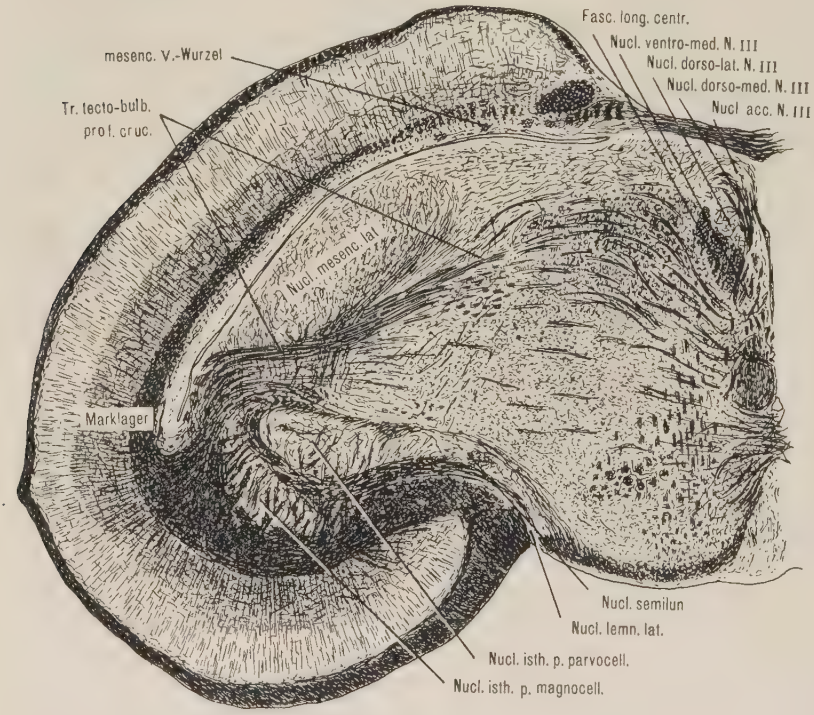


Fig. 17.
Huhn am 100. pe-Tag, Frontalschnitt (linke Hälfte) auf der Höhe des Oculomotorius. Uebersichtsbild. Vergr. 1 : 13.

mit dem Nucl. semilunaris auf der Ebene des Trochlearis. — Der Nucl. isthmo-opticus liegt im dorso-medialen Teil der Corp. bigemina und grenzt median an den austretenden IV. Hirnnerven.

Im Subtectum erscheinen die ersten Markfasern im Tr. tecto-bulbaris superficialis incruciatus und profundus cruciatus und im Tr. tecto-bulbaris beim Huhn am 15. e-Tag, beim Star 2 Entwicklungstage später, am 5. pe-Tag. Im Tr. tecto-bulb. sup. incruc. treten sie von unten in den Nucl. isthm. ein und durchsetzen sein

ganzes Kerngebiet. Die meisten sind peripheriewärts gerichtet und werden von nur ganz wenigen, quer zu ihnen gestellten Markfasern gekreuzt. Es sind Elemente, die später die beiden Kerngebiete des Nucl. isthm. trennen. Nach GROEBBELS (1924, Abb. 5) sind es Fasern des Tr. tecto-cerebellaris. Sie liessen sich aber nicht einwandfrei als solche identifizieren. Andere Markfasern im Gebiete des Isthmuskerns scheinen aus dem Nucl. lemnisci zu stammen. Andere markhaltige Fasern ziehen in dorso-rostraler Richtung weiter zum Nucl. mesenc. lat. Sie kreuzen sich (laterale Schleife) in der Raphe. In Raphennähe erscheinen die ersten Markfasern der lat. Schleife beim Star bereits 2 Tage früher, erreichen aber den Nucl. isthm. noch nicht. Am 5. pe-Tag ziehen sie nicht wie beim Huhn durch den Nucl. lemn. hindurch, sondern biegen dorso-lateral davon gegen den Nucl. isthm. pars princ. und verlaufen von dort weiter rostralwärts zum Nucl. mesenc. lat., wo sie kurz vor ihm enden. Markfasern, die vom Ventrikelende schräg ventro-medialwärts verlaufen und wahrscheinlich dem Tr. tecto-bulbaris angehören, erhalten die ersten Markscheiden beim Huhn am 15. e-Tag, beim Star am 17. E-Tag. Sie zeichnen sich durch ziemlich starkes Kaliber aus. Der Nucl. isthmi pars principalis ist im gross- und kleinzelligen Anteil beim Huhn am 15. e-Tag von Markfasern durchsetzt, beim Star aber erst am 19. E-Tag. Der zeitliche Unterschied in der Entwicklung beträgt 4 Tage. — Im Tr. tecto-bulbaris profundus cruciatus erscheinen die ersten Markscheiden am 15. e-Tag und gelangen von der Raphe bis zum untern Ventrikelende. Dasselbe Ergebnis stellen wir beim Star am 17. E-Tag fest. Einige dieser Fasern verlieren sich beim Star im Nucl. mesencephalicus lat., währenddem beim Huhn am 17. e-Tag dieses Kerngebiet noch markfrei ist. Erst am 19. e-Tag finden wir dort wenig Myelin. Am 17. e-Tag (Huhn) und am 17. E-Tag (Star) wird der Kern von sekundären Markfasern des Octavus-Systems erreicht, die an der Kernbasis fächerartig zusammenlaufen. Zwei Tage später finden wir sie überall im Kerninnern der beiden Vögel. Die zeitliche Uebereinstimmung in der Bildung der ersten Markfasern des Octavus wurde bereits früher in der Oblongata festgestellt. Am 19. e-Tag zeigen sich im Nucl. isthmo-opticus des Huhns die ersten Markscheiden. Beim Star erscheinen sie am 21. E-Tag. Bei beiden sind sie 2 Tage später ziemlich zahlreich im Kerninnern vorhanden. Der Kern wird von ihnen umsponnen und eingekapselt. Wenn

wir den ganzen Verlauf des Myelinisationsprozesses im Subtectum kurz zusammenfassen, ergibt sich ein zeitlicher Rückstand in der Bildung der ersten Markscheiden von 2—4 Tagen beim Star gegenüber dem Huhn. Eine Ausnahme machen die sekundären Fasern des Octavus.

2. Tectum.

Das Tectum wird aussen von einer dünnen bis mittelstarken Faserschicht des Tr. opticus marginalis allseitig eingehüllt. Nach innen folgen sich die verschieden breiten Schichten der horizontalen und der vertikalen Schaltzellen und schliesslich zu innerst die Hauptzellen. Sie alle sind gegenseitig durch zellarme Schichten gut abgegrenzt. Auf die Differenzierung innerhalb dieser Zellschichten kann hier nicht eingetreten werden. — In die Hauptzellschicht strömen die aus dem dichten Marklager des Tectum radiär gerichteten Myelinfasern. — Das Marklager, das dem Ventrikel und im caudo-ventralen Bereich dem Nucl. isthmi pars principalis kappenförmig aufliegt, wird nach innen zu immer dichter. Die parallel zur Oberfläche verlaufenden Fasern nehmen zahlenmässig von innen nach aussen ständig ab.

Am 15. e-Tag finden wir beim Huhn, am 7. pe-Tag (19. E-Tag) beim Star im caudalen Teil des Tectum einige wenige markhaltige Fasern, die seitlich ausserhalb des Nucl. isthmi pars principalis magnocellularis parallel zu ihm verlaufen. Zwei Tage später ist beim Huhn die innere Schicht des Marklagers auf seiner ganzen Ausdehnung reichlich mit meist nach aussen verlaufenden Myelinfasern durchsetzt. Sie sind dorsal und ventro-dorsal etwas gehäuft und erreichen dort das Ende der innern Markschicht. Dorsalwärts über dem Ventrikel nimmt ihre Zahl immer mehr ab, um über der rostralen Ventrikelhälfte überhaupt fast zu fehlen. Wir treffen dort die ersten Fasern der mesencephalischen Trigeminuswurzel, die ganz kurz vom Aquaeduct ins Tectum hineinreichen. Beim Star finden wir vorerst nur wenige Markfasern, am seitlichen Ende des Ventrikels, wo sie später aufwärts um ihn herumbiegen. Erst am 11. pe-Tag ist das Marklager von Myelinfasern durchsetzt, ähnlich wie beim Huhn am 17. e-Tag. Die anfängliche Myelinisation scheint demnach vorerst eher langsamer als beim Huhn zu verlaufen. Auf frontalen Schnittebenen, die das caudale Ende des Ventrikels gerade noch treffen, verfolgen wir nun die Entwicklung der Markscheiden in diesem dorsalen Tectumanteil, bis das Netz der Mark-

fasern sich an die Peripherie des Tectum ausgebildet hat. Dieser Tectumteil ist verhältnismässig markarm und eignet sich deshalb gut für die weitere Beobachtung des Myelinisationsprozesses. Am 21. e-Tag (Schlüpftag) erreichen beim Huhn, die vom Marklager ausstrahlenden Myelinfasern bis an die Hauptzellschicht heran, wenige verlieren sich bereits zwischen ihren Zellen, einzelne erreichen das periphere Ende dieser Zellschicht. Beim Star ist dieses Entwicklungsstadium zwischen dem 13. und 14. pe-Tag annähernd erreicht. Am 3. pe-Tag erscheinen beim Huhn in der Hauptzellschicht die ersten parallel zur Tectumoberfläche verlaufenden Markfasern. Einige der vom Marklager peripheriewärts verlaufenden Markscheiden gelangen bis in die zellarme Zwischenschicht. In den folgenden Entwicklungstagen hält die starke Vermehrung der Markfasern im Tectum an, doch dringen die einzelnen Elemente nur recht langsam peripheriewärts vor. Am 5. pe-Tag gelangen sie bis an die Schicht der vertikalen Schaltzellen heran. Vom Tr. opticus marginalis, der nun auch von unten her an dieser Tectumstelle markhaltige Fasern bekommen hat, lösen sich einige von ihnen von der Oberfläche und stossen ins Innere des Tectum vor. Sie verlieren sich zwischen den Schaltzellen der horizontalen Zellschicht. Damit verbleibt nur noch eine schmale äussere Tectumschicht markfrei, aber schon kurz nachher dürften die von innen und aussen gegeneinander vordringenden Markfasern miteinander in Berührung kommen, denn bereits am 10. pe-Tag finden wir im Tectum ein zusammenhängendes, allerdings noch nicht sehr dichtes Fasernetz vor. Am wenigsten Myelinfasern finden sich in der zellarmen Schicht zwischen den beiden Schaltzellamellen, wo die Myelinisation zuletzt begann. Denselben Myelinisationsverlauf stellen wir auch beim Star fest, bei dem ein feines aber lückenloses Netz bis zum 21. pe-Tag im Tectum gebildet ist, also wiederum ungefähr 5 Entwicklungstage später als beim Huhn.

Der Opticus erhält seine ersten Markscheiden im Chiasma, beim Huhn am 15. e-Tag, beim Star am 8. pe-Tag. Von dieser Kreuzungsstelle entwickeln sich die Markscheiden augen- und tectumwärts. Beim Star ist am 13. pe-Tag, beim Huhn am 19. e-Tag der untere Drittel der Corpora bigemina mit Markscheiden des Tr. opt. marginalis umsponnen. 5 Tage später sind bei Huhn und Star überall im Gebiet des Tr. opt. marginalis Markfasern anzutreffen.

Die Markscheidenbildung im Tectum schliesst sich unmittelbar an das Auftreten der ersten Markscheiden im Subtectum an, wobei der Star 4—5 Entwicklungstage im Rückstande bleibt. Die ersten Markscheiden erscheinen im ventro-medialen Tectumteil. Vom Beginn der Markscheidenbildung bis zur Durchdringung aller Zellschichten im Tectum benötigen der Star (7. pe-Tag bis 21. pe-Tag) und das Huhn (15. e-Tag bis 10. (7.—9.) pe-Tag) rund 2 Wochen.

3. Commissura intertectalis.

Groebbels (1924) unterscheidet eine Commissura intertectalis im engern Sinne und eine Commissura Ggl. mesencephali lateralis. Beide kreuzen im Dach über dem Aquaeduct, wobei die Com. intertect. beidseitig ins Marklager des Tectum führt, die Com. Ggl. mesenc. lat. aber die beiden entsprechenden Ganglien miteinander in Verbindung bringt. Im Velum über dem Aquaeduct dürfte es kaum möglich sein, die Zugehörigkeit der Markfasern zu diesen beiden Kommissuren zu bestimmen.

Am 17. e-Tag beim Huhn und am 7. pe-Tag beim Star ziehen einige Markfasern dieser Kommissur von der Dachkreuzung gegen das Tectum hin. Sie sind noch sehr fein. Da sie im Bereiche der mesenc. Trigeminuswurzel liegen, ist ein Auseinanderhalten nicht immer leicht. Zwei Tage später ist die Markbildung in der Kommissur schon ziemlich weit fortgeschritten. Die noch immer sehr feinen Markfasern lassen sich von der Kreuzungsstelle einerseits ins Gebiet des Tectum, anderseits zum Nucl. mesenc. lateralis gut verfolgen.

D. ZWISCHENHIRN

Je nach der Lage der von uns untersuchten Faserbündel oder der Kerne besprechen wir den Myelinisationsverlauf im Zwischenhirn in der Reihenfolge Epithalamus, Thalamus, Hypothalamus und praetectale Gruppe. In einem besondern Abschnitt verfolgen wir die Markscheidenbildung in der hintern Kommissur. Wir halten uns dabei im Grossen und Ganzen an die von Huber und Crosby (1929) aufgestellte Liste über Zellkerne und zugehörige Faserverbindungen im Zwischenhirn.

1. Epithalamus.

Tr. habenulo-peduncularis.

Dieses Faserbündel entspringt dem Nucl. habenularis, der von Groebbels (1924) wie auch von Huber und Crosby (1929) in einen mittleren und einen seitlichen Abschnitt unterteilt wird. Der Tr. habenulo-peduncularis kommt auf Frontalschnitten besonders gut zur Darstellung. Er zerfällt in zwei Teilbündel, sodass wir nach Huber und Crosby (1929) einen Tr. hab. ped. pars lateralis und einen Tr. hab. ped. pars medialis unterscheiden können. Das laterale Bündel stammt aus dem seitlichen Kernteil. Nach verschiedenen Autoren (Huber und Crosby 1929) soll es aus myelinisierten und unmyelinisierten Axonen des medialen Kerns zusammengesetzt sein. Es scheint, dass zudem Markfasern aus dem mittleren Habenularkern bei Huhn und Star sich diesem seitlichen Faserbündel anschliessen.

Beim Huhn finden wir den seitlichen Teil dieses Bündels ungefähr denselben Verlauf nehmen, wie er von Huber und Crosby (1929) für die Taube beschrieben wurde. In einem nach unten gerichteten Bogen erreicht er die dorsale Oberfläche des Nucl. rotundus. Einige seiner Fasern dringen in den runden Kern ein, andere sollen sich ins Tectum begeben. Der Hauptteil aber verläuft seitlich des Nucl. rotundus ventralwärts. Das laterale Habenularbündel liegt beim Star etwas näher der obern Peripherie des Zwischenhirns als beim Huhn.

Der mittlere Teil des Tr. hab. ped. verlässt den mittleren Habenularkern auf dessen ventraler Seite und verläuft von da zum Nucl. rotundus. Seine seitlichsten Fasern ziehen zuerst parallel mit dem lateralen Faserbündel. Die mittleren Markfasern, welche direkt zum Nucl. rotundus hinabstreben, sind beim Huhn viel besser ausgeprägt als beim Star. Beim Star sind sie besonders auf frühen Entwicklungsstadien kaum eindeutig zu erkennen, weshalb wir es unterlassen, auch bei ihnen die Markscheidenbildung zu verfolgen.

Taenia thalami.

Nach Edinger-Wallenberg-Holmes (zit. von Groebbels 1924) handelt es sich bei ihr um den Tr. cortico-habenularis und den Tr. olfacto-habenularis. Dieses feine Faserbündel kann auf Sagittalschnitten aus der Gegend des Ganglion habenulare im dorsalen und vorderen Teil des Zwischenhirns bis auf die Höhe des in das Vorderhirn eintretenden Brachium verfolgt werden. Nach der Beschreibung von Huber und Crosby (1929) dürfte es sich dabei zum grössten Teil um Fasern des Tr. archistriaticus habenularis und praecommissuralis handeln.

Beim Huhn finden wir die ersten Markscheiden im Gebiet des Tr. habenulo-peduncularis pars lat. am 21. e-Tag und zwar reichen sie auf dieser Entwicklungsstufe vom Innern des lateralen Kerns

bereits auf die Dorsalseite des Nucl. rotundus hinab. Die Entwicklung ist beim Star nur unwesentlich d. h. maximal 1—2 Tage im Rückstand. Am 21. E-Tag gelangen seine Myelinfasern ventralwärts knapp über den Nucl. hab. ped. hinaus und 2 Tage später, vielleicht schon früher, sind auch sie bis zum Nucl. rotundus zu verfolgen. Zwei Tage später ist der ganze Kern von einem reichen Markfasernetz durchsponnen. Wohl die meisten Myelinfasern dieses Bündels verlaufen seitlich des Nucl. rotundus ventralwärts. Andere verlieren sich in diesem mächtigen Kern.

Ganz ähnlich verhält sich der Myelinisationsprozess auch in der Taenia thalami. Dort erscheinen beim Star die ersten Markscheiden am 21. E-Tag. Sie gelangen bis auf die Höhe der vordern Kommissur. Beim Huhn, wo wir sie ebenfalls am 21. E-Tag zum ersten Mal antreffen, sind sie etwas weiter ventralwärts ausgebildet. Zwischen Hirnbasis und der quer getroffenen Com. anterior verteilen sie sich fächerförmig. Auch die zahlenmässige Entwicklung weist keine merkenswerten Unterschiede auf. Auszählungen der vorhandenen Markscheiden auf verschiedenen Schnitten lassen uns vermuten, dass am 25. E-Tag bei Huhn und Star bereits die Hälfte der im Adultvogel angetroffenen Markscheiden, wenn auch noch nicht in endgültiger Dicke, gebildet sind.

2. Thalamus.

Tr. strio-tegmentalis et cerebellaris und Tr. quinto-frontalis.

Der Tr. strio-tegm. et cerebellaris erhält nach Huber und Crosby (1929) seine meisten Fasern aus dem Paläostriatum augmentatum und primitivum. Eine kleinere Zahl kommt ihm aus dem Ectostriatum und der Lamina medullaris dorsalis zu. Die beiden kaum voneinander zu trennenden Faserzüge geraten auf ihrem ventro-caudalen Verlauf in enge Berührung mit dem Tr. quinto-frontalis. Als gemeinsames Bündel ziehen sie im Diencephalon nach hinten. Der Tr. quinto-frontalis liegt am tiefsten. Dorsal werden sie vom Tr. occipito-mesenc. begrenzt. Der Tr. quinto-front. konnte bis auf die Höhe des Nucl. IV verfolgt werden. Andere Fasern wenden sich zum Kleinhirn (Tr. strio-cereb.). Der Bildungsprozess der Markscheiden wird in diesem Abschnitt nur auf dem Gebiete des Zwischenhirns verfolgt. Ihr Vorderhirnanteil soll bei der Besprechung des Basalganglion Berücksichtigung finden.

Das Bündel der 3 Faserzüge erscheint auf Sagittalschnitten, nachdem es von vorn in das Zwischenhirn eingetreten ist, (caudal der vordern Kommissur bis über dem Chiasma der optischen Bahnen) als

sehr breites Band. Diese Stelle eignet sich für die Verfolgung der Markscheidenbildung besonders gut.

Als erstes Faserbündel im Thalamus erhält der Tr. strio-tegment. et cerebellaris beim Huhn am 14. e-Tag und beim Star am 17. E-Tag Markscheiden. Am 15. e-Tag beim Huhn und am 19. E-Tag beim Star sind sie auf der Höhe der hintern Kommissur,

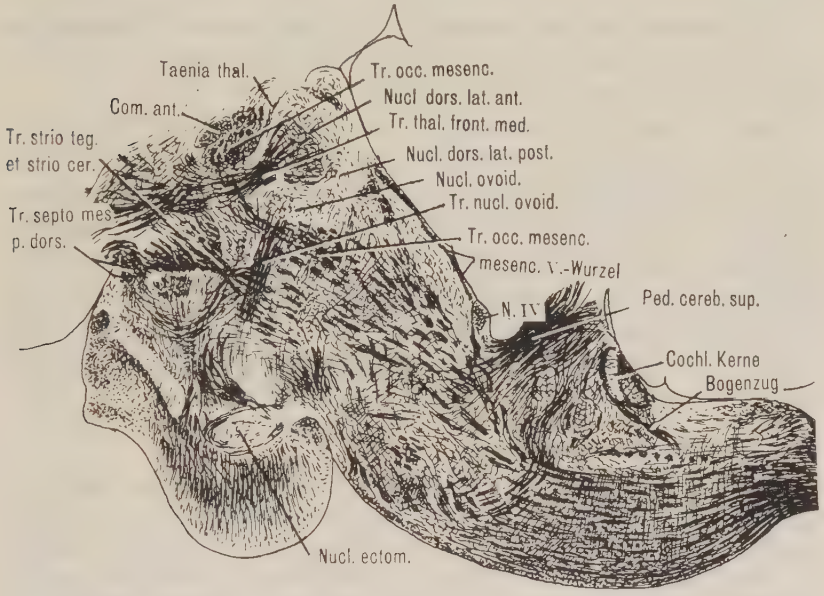


Fig. 18.
Star ad., Sagittalschnitt. Uebersichtsbild. Vergr. 1 : 10.

wo sie vom Zwischenhirn zum Vorderhirn gelangen, ziemlich zahlreich. Caudalwärts nehmen sie stetig ab. Unterhalb des Nucl. ovoidalis, wo sie sich in leichtem Bogen nach oben in der Richtung gegen das Kleinhirn wenden, verschwinden sie. Beim Star reichen sie etwas weiter nach hinten, sind aber auch bei ihm erst 2 Tage später bis in den vordern Kleinhirnschenkel entwickelt.

Der Rückstand beim Star von 3—4 Tagen wird auch in den darauffolgenden paar Tagen nicht verringert. Am 19. e-Tag finden wir beim Huhn die myelinisierten Elemente in einzelne Bündel zusammengeschlossen, was beim Star erst am 23. E-Tag der Fall ist. Nach diesem Zeitpunkt lassen sich Entwicklungsunterschiede kaum mehr feststellen.

Tr. occipito-mesencephalicus.

Seine Fasern entspringen dem Archistriatum und dem Neostriatum caudale. Einige von ihnen kreuzen in der vordern Kommissur. Andere biegen medianwärts gegen das Brachium hin um, von wo sie in caudaler Richtung weiter ziehen. Das Bündel verläuft medial und ventral des Nucl. ovoidalis und wendet sich dann etwas seitwärts. Es tritt mit dem medialen Teil des Nucl. spiriformis in Berührung.

Wir beschränken uns hier auf die Verfolgung der Myelinisation von der Stelle seines Uebertritts vom Vorderhirn ins Zwischenhirn bis auf die Höhe des Nucl. spiriformis.

Im Tr. occipito-mesencephalicus erscheinen beim Huhn am 17. e-Tag, beim Star am 9. pe-Tag unterhalb des Nucl. ovoidalis die ersten schwach gefärbten Markscheiden. Beim Huhn lassen sie sich auf diesem Entwicklungsstadium nach vorn bis auf die Höhe der vordern Kommissur und nach hinten bis zum Nucl. spiriformis verfolgen. Beim Star beschränken sie sich noch auf den kurzen Bereich unterhalb des Nucl. ovoidalis. Am 19. e-Tag sind sie beim Huhn auf der ganzen Länge des Zwischenhirns anzutreffen.

Tr. thalamo-frontalis medialis.

Dieses Faserbündel nimmt einen beträchtlichen Anteil am Brachium. Im Diencephalon steht es mit dem Nucl. dorso-lateralis posterior und anterior und dem Nucl. ovoidalis in Verbindung. Seine Fasern ziehen von diesen Kernen lateral- und ventro-lateralwärts zum Vorderhirn. Sie verbinden die oben genannten Kerne mit dem Neostriatum intermediale und caudale, ferner mit dem periventrikulären Grau, das unter dem Neostriatum liegt. Auch das Paläostriatum sendet Fasern zu ihm. Ausserdem bestehen Verbindungen mit dem Hyperstriatum. Die Entwicklung der Markscheiden soll vom Brachium weg bis zum Nucl. dorso-lateralis und Nucl. ovoidalis verfolgt werden.

Im Tr. thalamo-frontalis medialis nimmt die Markscheidenbildung einen ähnlichen Verlauf wie im Tr. occ. mesenc. Zur selben Zeit erscheinen bei Huhn (17. e-Tag) und Star (9. pe-Tag) die ersten Markscheiden. In diesen beiden Fasersystemen ist der Star um 4 Entwicklungstage im Rückstand. Es sind feine Fasern, die sich vom Brachium kurz dorsalwärts wenden und das ventrale Ende des Nucl. dorso-lateralis erreichen (es ist möglich, dass die Myelinisation in umgekehrter Richtung verläuft). Am 21. e-Tag zieht beim Huhn, am 13. pe-Tag beim Star, der Tr. thal. front.

med. als dünnes Bündel in den untern Viertel des Nucl. dorsolateralis bis auf die Höhe des Nucl. ovoidalis. Nach 2 Tagen (Huhn) bzw. 4 Tagen (Star) finden wir sie im ganzen Kerngebiet. Die Markfasern sind nun zu kleinen Bündeln geordnet.

Tr. thalamo-frontalis lateralis.

Er bildet den lateralsten Strang des Brachium. Seine Fasern stammen zum grössten Teil aus dem Nucl. rotundus. Sie sammeln sich an seinem rostraleren Ende um dorsal- und lateralwärts zum Vorderhirn zu ziehen.

Auch im Tr. thalamo-frontalis lateralis werden beim Huhn am 17. e-Tag die ersten Fasern markhaltig, beim Star erst am 23. E-Tag. Die Myelinisation ist bei ihm an diesem Tag etwas weiter fortgeschritten als beim Huhn, sodass sich ein zeitlicher Unterschied von rund 5 Tagen ergibt. Die ersten Markfasern stammen aus dem Brachium und gelangen an das vordere Ende des Nucl. rotundus. Am Kern verteilen sich diese Fasern und dringen zwischen seine Zellen ein, wo die ersten 2 Tage später ebenfalls myelinisiert sind. 4 Tage nach dem Erscheinen der ersten Myelinfasern im Tr. thal. front. lat. ist beim Huhn und 6 Tage nachher beim Star dieser Kern von einem dichten Netz durchsetzt.

Tr. nuclei ovoidalis (Craigie 1928).

Beim Nucl. ovoidalis handelt es sich um einen ovalen, ziemlich grossen Kern, der sich durch seine Färbung auch auf Markscheiden-Präparaten deutlich gegen die Umgebung abhebt. Er liegt beim Huhn (nach Huber und Crosby auch bei der Taube) ziemlich nahe der Mediane. Beim Sperling und auch beim Star befindet er sich etwas weiter seitlich. Er grenzt lateralwärts an den Nucl. rotundus und gegen die Mitte hin an den Nucl. internus. Vom Nucl. ovoidalis zieht ein starkes Faserbündel (Tr. nuclei ovoidalis) hinab zum Nucl. ectomamillaris.

Im Tr. nuclei ovoidalis erscheinen die ersten Markscheiden beim Huhn am 19. e-Tag, beim Star am 9. pe-Tag, was für ihn einen Rückstand von nur 2 Tagen bedeutet im Gegensatz zu den oben beschriebenen Fasersystemen. Schon am 1. Tag lassen sich Markfasern vom Nucl. ovoidalis bis zum Nucl. ectomamillaris verfolgen. Im Kern selbst finden wir 4 Tage später ebenfalls die ersten Myelinelemente.

Der Tr. nuclei-ovoidalis zeichnet sich von den beiden andern untersuchten Bündeln des Zwischenhirns durch den kleinsten zeitlichen Unterschied im Erscheinen der ersten Markscheiden aus.

Der Rückstand beträgt beim Star nur 2 Tage, währenddem er beim Tr. strio-tegm. 3—4, beim Tr. occ. mesenc. 4 und beim Tr. thalamo-front. med. sogar 6 Tage beträgt. Dieser Unterschied steht vielleicht im Zusammenhang mit dem auf das Zwischenhirn sich beschränkenden Verlaufe des Tr. nucl. ovoid. Die erwähnten 3 andern Bündel dagegen verbinden in ihrem Längsverlaufe verschiedene Hirnteile miteinander.

3. Hypothalamus.

Decussatio supra-optica.

Huber und Crosby (1929) unterscheiden ein ventrales und ein dorsales System. Die Fasern des dorsalen Systems kreuzen zwischen dem Chiasma opt. und dem III. Ventrikel. An der Kreuzungsstelle bildet es einen sehr kompakten Strang, der sich kurz seitwärts davon in verschiedene kleinere Bündel aufsplittert. Die Mehrzahl der Fasern wendet sich dorso-lateralwärts und z. T. medialwärts zum Brachium und verliert sich dort. Die Fasern des ventralen Systems der Dec. supra-optica wenden sich direkt seitwärts zum Nucl. tecto-thalamici cruciati, der zum lateralen Geniculatum gehört. Fasern dieses Kerns der Dec. supra-optica verlaufen zum Tectum.

In diesem Fasersystem finden wir beim Huhn am 17. e-Tag, beim Star am 9. pe-Tag, also 4 Tage später, die ersten Markscheiden und zwar sowohl im ventralen als auch im dorsalen Bereich. Die Markbildung scheint an der Kreuzungsstelle (Mediane) zu beginnen, dort finden wir die meisten Myelinfasern. Im darunter liegenden optischen Schaltstück fehlen sie noch vollständig, sodass sich das ventrale Bündel gut von der markfreien Umgebung abhebt. Einige der Markfasern verlaufen bis zum Ectomamillare. Die Markfasern des dorsalen Bündels verlieren sich dorsal des Geniculatum laterale.

Am 19. e-Tag beim Huhn und am 11. pe-Tag beim Star zieht die Decussatio supra-optica dorsalis pars lateralis als ziemlich breites Band bis zu den quer getroffenen Markfasern des Tr. strio-tegmentalis et cerebellaris. Die Markfasern des ventralen Systems gelangen nun über das Geniculatum laterale hinaus und wenden sich dem Tectum zu.

Decussatio tr. infundibuli.

Die Markfasern dieses Systems kreuzen sich in der Mittellinie über dem Ventrikelstück des Nucl. mamillaris. Hufeisenförmig gebogen führen

seine beiden Schenkel nach oben. An ihrer Kreuzungsstelle soll die Entwicklung der Markscheiden verfolgt werden.

In der Dec. tr. infundibuli sind die ersten Markscheiden beim Huhn am 17. e-Tag, beim Star am 7. pe-Tag (2 Tage Rückstand) gebildet. Sie verlaufen von der Kreuzungsstelle bis hinauf ins Gebiet der Substantia reticularis. Die oberhalb der Kreuzungsstelle liegenden Schenkel bekommen anscheinend früher Markfasern als die nach unten verlaufenden Faserstränge. Am zahlreichsten sind sie anfänglich an der Kreuzungsstelle, wo der Myelinisationsprozess in diesem Fasersystem beginnen dürfte.

4. Praetectale Gruppe.

Tr. praetectalis-subpraetectalis, *Nucl. praetectalis*, *Nucl. subpraetectalis*, *Nucl. spiriformis.*

Der Nucl. praetect. liegt dorsal des Nucl. spiriformis und grenzt unmittelbar an das mediale Tectum. Nach unten steht er mit dem Nucl. subpraetectalis durch den Tr. hypothalamicus posterior (Groebbels 1924) in Verbindung. Der letztgenannte Kern grenzt nach oben an den Nucl. spiriformis und nach unten an das obere Ende des Nucl. externus.

Der Nucl. spiriformis wird von verschiedenen Autoren in eine mediale und eine laterale Zellgruppe unterteilt.

Der Tr. praetectalis-subpraetectalis verbindet die verschiedenen Kerne untereinander. Als markantes Faserband zieht er von oben nach unten. Auch Faserelemente aus der hintern Kommissur dürften zu den einzelnen Kernen gelangen.

Beim Huhn erscheinen die ersten Markfasern am 17. e-Tag, beim Star am 7. pe-Tag (2 Tage Rückstand). Zu diesem Zeitpunkt ist die Myelinisation beim Huhn etwas weiter fortgeschritten als beim Star. Beim Huhn sind besonders im mittleren und unteren Teil des Nucl. praetectalis schon ziemlich viele Markscheiden vorhanden, währenddem sie beim Star dort noch fehlen. Bei Star und Huhn verlaufen Markfasern aus der hintern Kommissur lateral oder medial am Rande dieses Kerns entlang abwärts um an seinem untern Ende zwischen die Zellen des Nucl. spiriformis zu gelangen. Auch in diesem Kern finden wir schon recht viele, kurz angeschnittene Markfasern. Von ihm zieht eine grosse Zahl Markfasern, auf Frontalschnitten breit verteilt, des Tr. praetectalis subpraetect. ventralwärts zum Nucl. subpraetect. Vom Nucl.

spiriformis verlaufen Markfasern direkt in den unter ihm liegenden Nucl. externus. Sie legen sich an seinen Rand und beginnen ihn einzukapseln. Im Nucl. subpraetect. sind bei Star und Huhn Markfasern vorhanden; nach 2 Tagen haben sie sich bereits zu einem dichten Markfasernetz verdichtet. 2 Tage nach dem Erscheinen der ersten Markscheiden finden wir sie bei beiden Vögeln auch

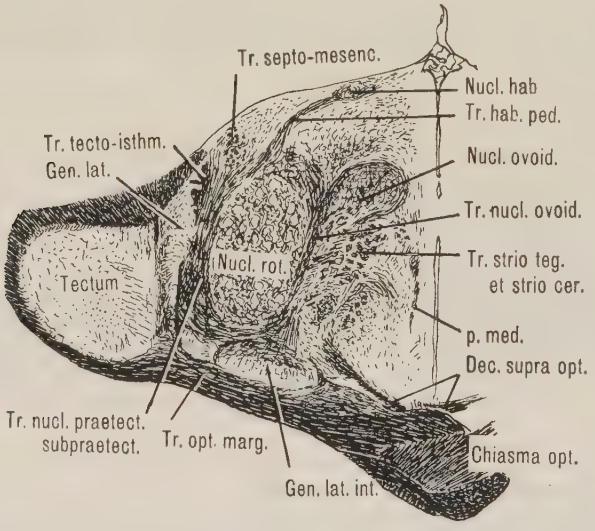


Fig. 19.

Huhn am 29. pe-Tag, Frontalschnitt (linke Hälfte) auf der Höhe des Nucl. ovoidalis. Uebersichtsbild. Vergr. 1 : 10.

im Tr. praetect.-subpraetect. stark vermehrt. Der Nucl. externus wird vollständig von ihnen eingehüllt; wenige dringen von der Umhüllung in sein Inneres. Eine grosse Zahl Markfasern verläuft von der Mittellinie durch den Nucl. spiriformis hindurch nach dem Tectum. Im Vergleich zum Nucl. spiriformis sind die beiden Kerne praetect. und subpraetect. recht markarm geblieben. Die nun folgende Vermehrung der markhaltigen Elemente ist eine derart intensive, dass schon nach wenigen Tagen die einzelnen Faserzüge sich auf ihrem ganzen Verlaufe sehr gut abzeichnen.

Ganz ähnlich, wie wir schon an verschiedenen Faserzügen im Hypothalamus feststellen konnten, beträgt der Abstand in der Entwicklung der Markscheiden zwischen Huhn und Star auch im Kerngebiet der praetectalen Gruppe 2—3 Tage. Beim Huhn

erscheinen die ersten myelinisierten Axone am 17. e-Tag, beim Star am 19. E-Tag oder ganz kurz darauf. In der Zeit von 1—2 Tagen (oder auch weniger) nach dem Erscheinen der ersten Markscheiden haben sich diese im ganzen Bereich der untersuchten Bündel ausgedehnt.

5. Commissura posterior.

Dieses Fasersystem ist bei den Vögeln ausserordentlich stark entwickelt. Es ist eines der mächtigsten Faserbündel im Zwischenhirn. Kappers (1921), Craigie (1928) und frühere Autoren unterscheiden einen grössern ventralen und einen kleinern dorsalen Teil. Die Fasern des dorsalen Bündels verbinden vor allem tectale und subtectale Korngebiete mit den entsprechenden Kernen der Gegenseite. Der ventrale Teil steht hauptsächlich mit dem Fasc. long. centr. in Verbindung. Er gibt die Grosszahl seiner Fasern in dieses Längsbündel ab.

In den nachfolgenden Ausführungen über die Markscheidenentwicklung soll die Beschreibung von Huber und Crosby (1929) als Grundlage dienen. Auch sie unterscheiden eine ventrale und eine dorsale Bündelhälfte. Im Unterschied zu den oben genannten Autoren ordnen sie aber dem dorsalen Teil nur solche Fasern zu, die hauptsächlich tectale Bezirke miteinander verbinden. Der ventrale Faserstrang zerfällt nach ihnen in ein oberes und ein unteres Bündel. Das obere setzt sich aus Fasern zusammen, welche vor allem die Nuclei praetectales und spiriformes der beiden Hirnhälften miteinander verknüpfen. Von diesen Kernen wendet sich das Bündel in flachem Bogen zur Mittellinie und schliesst sich dort ventral an die Fasern des dorsalen Anteils der hintern Kommissur an. Der untere Schenkel des ventralen Kommissurenbündels ist am mächtigsten entwickelt. Er besitzt nicht nur am meisten Fasern, sondern auch diejenigen mit den grössten Durchmessern. Auf Frontalschnitten erscheint er als breites Faserband, das kurz nach dem Ueberschreiten der Mediane einwärts um das periventrikuläre Grau biegt. Dabei zieht es durch eine Zellanhäufung, die Groebbels (1924) als Kern der Kommissur bezeichnet. Von ihm wenden sie sich zum caudomedial gelegenen Kern des Fasc. long. centr. um mit seinen Fasern weiter caudalwärts zu verlaufen.

Nach den bei Huhn und Star gemachten Beobachtungen nimmt der Myelinisationsprozess innerhalb der Com. posterior keinen einheitlichen Verlauf. Es lassen sich deutlich 3 ungleichartige Bündel unterscheiden, die nicht nur verschiedene Zellkomplexe der beiden Hirnhälften, (Tectum, praetect. Bereich und zentr. Längsbündel) mit einander verbinden, sondern sich auch im zeitlichen Ablauf der Markbildung unterscheiden. Darum erweist es sich als vorteil-

haft, für die vergleichenden Besprechungen unserer Untersuchungen die hintere Kommissur in eine tectale, eine praetectale und eine medullare Komponente zu gliedern.

1. Im *medullaren Anteil* finden wir bei Huhn und Star in der vordern Kommissur die ersten Markscheiden und zwar bei beiden

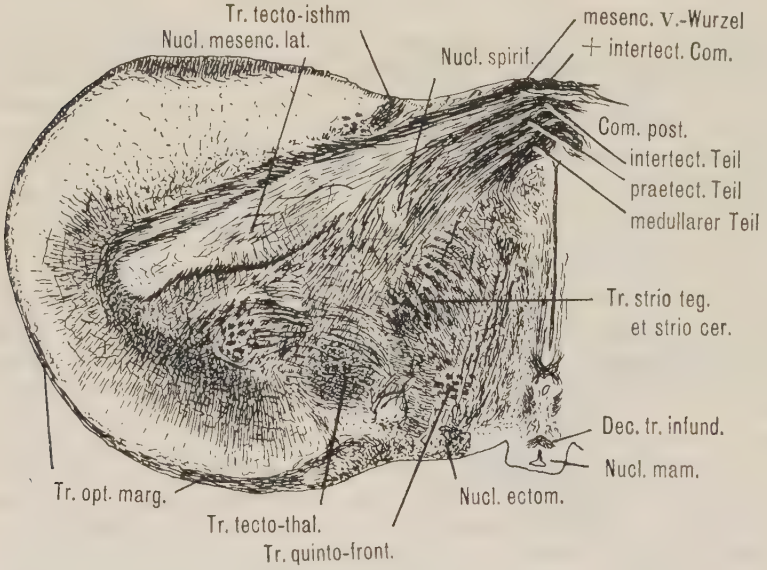


Fig. 20.
Huhn am 30. pe-Tag, Frontalschnitt (linke Hälfte) auf der Höhe der Com. ant. Uebersichtsbild. Vergr. 1 : 10.

am 14. E-Tag. In keinem andern von uns untersuchten Faserzug des Zwischenhirns zeigt sich diese grosse zeitliche Uebereinstimmung im Auftreten der ersten Markscheiden. Huber und Crosby (1929), Craigie (1928), Kappers (1921) und frühere Autoren sehen in diesen Fasern des ventralen Bündels Nervenelemente, die sich caudalwärts im Fasc. long. centr. fortsetzen. Wie wir schon früher darauf hinwiesen, zeigt sich in der Markreifung im zentralen Längsbündel bei Huhn und Star ebenfalls grosse zeitliche Uebereinstimmung. Am 13. e-Tag sind einige seiner Fasern, die in caudo-rostraler Richtung myelinisiert werden, nach vorn bis über den Oculomotoriuskern hinaus mit Mark versehen. Sie enden im Kern des Fasc. long. centr. Am selben Bebrütungstag zeigt das Huhn

in diesem Kern einige nach der Kreuzungsstelle der Com. posterior hingerichtete erste Markfasern und am 14. e-Tag finden wir sie auch in der Kommissur selbst. Auf Grund dieser Tatsachen kommen wir zur Feststellung, dass die gleichzeitige Ausbildung für Huhn und Star im caudalen Bereich des zentralen Längsbündels auch im Gebiet der hintern Kommissur im Zwischenhirn beibehalten wird.

Nachdem zwischen dem 14. und 15. E-Tag bei Huhn und Star die ersten Markfasern nahe der Mittellinie des Zwischenhirns ausgebildet sind, geht die weitere Entwicklung sehr rasch voran.

2. Im *praetectalen* Anteil der hintern Kommissur (Commissura spiriformis lateralis und Com. praetectalis nach Groebbels) bilden sich die ersten Markscheiden beim Huhn am 16. e-Tag. Am 17. e-Tag finden wir sie bereits zwischen den Nervenzellen des Nucl. praetectalis und des Nucl. spiriformis. Beim Star erscheinen sie nahe der Mediane am 17. E-Tag. Die Weiterentwicklung verzögert sich bei ihm etwas, sodass erst zwischen dem 19. und 21. E-Tag derselbe Entwicklungsgrad wie beim Huhn am 17. e-Tag erreicht wird. Am 21. E-Tag ist aber auch bei ihm, ähnlich wie beim Huhn am 21. e-Tag der Nucl. praetectalis von myelinisierten Fasern eingekapselt, sodass die anfänglich langsamere Entwicklungsweise von einer nachträglich schnelleren abgelöst wird. Bei Huhn und Star wird am 21. E-Tag in gleicher Weise der Adultzustand im verkleinerten Masstab verwirklicht.

3. Im *tectalen* Anteil der Com. posterior (event. der Com. intertectalis zuzuordnen ?) sind im Adultzustand weniger Markscheiden vorhanden als in den beiden vorher besprochenen Teilbündeln. Es handelt sich hier um ein kleines Faserbündel, das am dorsalen Rande der hintern Kommissur verläuft. In der Entwicklung der Markscheiden finden wir bei diesem Anteil zeitlich die grössten Unterschiede. Beim Huhn erscheinen die ersten Markscheiden am 15. e-Tag. Sie sind bis an den Innenrand des Tectum zu verfolgen. Beim Star stellen wir die ersten myelinisierten Axone am 17. E-Tag fest. Es sind wenige kleine Fasern, die noch nicht über die Kreuzungsstelle hinaus ziehen. Erst am 21. E-Tag gelangen sie ins Tectum. Daraus ergibt sich ein Rückstand von 4 Tagen gegenüber der Entwicklung beim Huhn.

Fassen wir die Ergebnisse der Markscheidenentwicklung für den Gesamtbereich der Com. posterior zusammen, so stellen wir

fest, dass bei Huhn und Star zwischen dem 19. und 21. E-Tag ein ähnlicher Differenzierungsgrad verwirklicht wird, nachdem die ersten Markfasern 4—7 Tage vorher ihr erstes Mark erhielten.

E. VORDERHIRN

Bei unserer Betrachtung über die Markscheidenbildung in den Hemisphären des Vorderhirns wenden wir uns zuerst dem Fasergebiet des Septum und des Sagittalwulstes zu. Nachher verfolgen wir die Myelinisation im beim Vogel so mächtig ausgebildeten Streifenkörper.

Als Wegweiser für die Nomenklatur benutzten wir für das Huhn die Arbeit von Schröder (1911), für den Star diejenige von Huber und Crosby (1929) über den Sperling. Dabei stellten wir fest, dass in der Benennung und Lokalisierung von verschiedenen Faserzügen noch nicht überall Klarheit herrscht. Auf einige Schwierigkeiten, die sich besonders in der Homologisierung bei Huhn und Star ergeben, werden wir bei den einzelnen Abschnitten zurückkommen.

1. Septum mit Tr. septo-mesencephalicus.

Das Scheidewandbündel ist eines der markantesten Fasersysteme des Vorderhirns. Nach Huber und Crosby (1929) wurde es schon sehr früh von verschiedenen Autoren verfolgt und beschrieben. Unter ihnen befinden sich vor allem Boice und Warrington (1898), Edinger, Wallenberg und Holmes (1903), Kalischer (1905) und Wallenberg (1906). Auch Schröder (1911) gibt eine eingehende Beschreibung davon. Nach ihm geht die gesamte Rindenfaserung, ausgenommen die Tangentialfasern des rostralsten Teiles, in den Tr. septo-mesenc. über. Auch Huber und Crosby (1929) kommen zu denselben Ergebnissen. Im Unterschied zu Schröder (1911) bezeichnen sie aber sein Herkunftsgebiet als Hyperstriatum accessorium. Aus ihren Beschreibungen und den Abbildungen über das Vorderhirn ist zu entnehmen, dass sie nur die periphere Zellschicht (Gebiet der tangentiellen Faserung) als corticalen Bezirk bezeichnen. Da im Rahmen dieser Arbeit keine Vergleiche der verschiedenen Kernregionen ausgeführt wurden, muss die Frage über den Rindenanteil im dorsalen Bereich des Vorderhirnes offen gelassen werden. Die Verteilung der Fasern im System des Sagittalwulstes und das zeitlich verschiedene Auftreten der Markscheiden lassen uns aber mit Huber und Crosby vermuten, dass die Rinde sich auf eine

äusserste, nur ganz dünne Zellamelle beschränkt. Es würde sich hier um die periphere Zone der Tangentialfaserschicht und die darunter

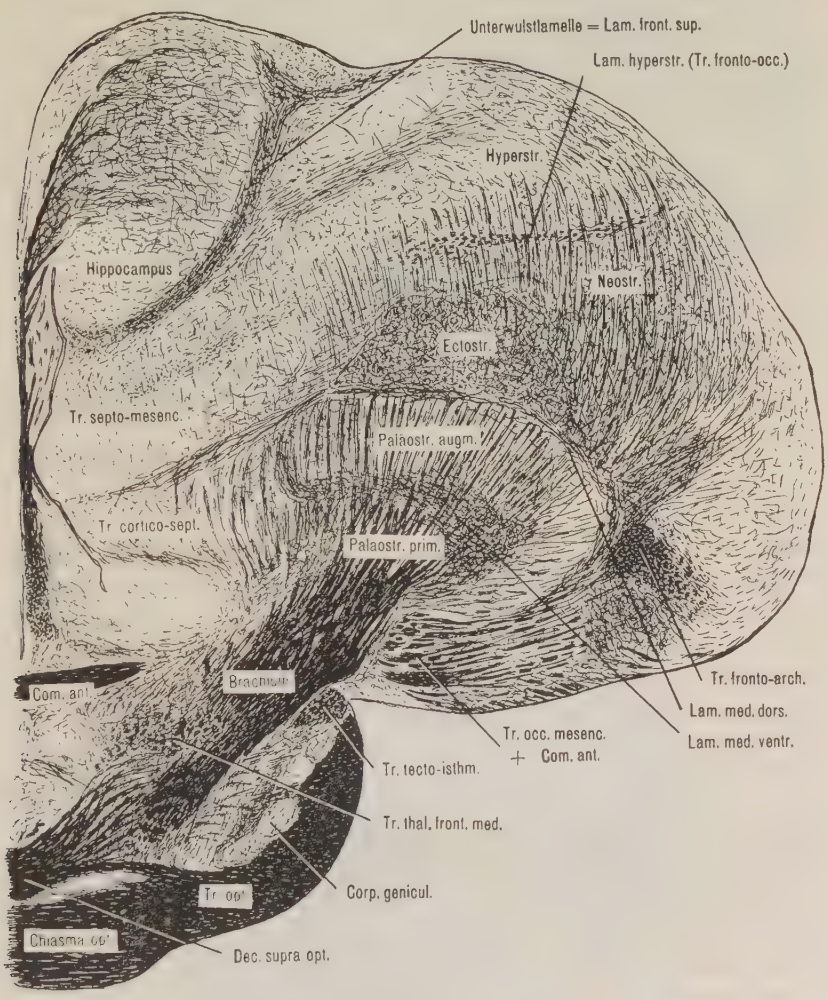
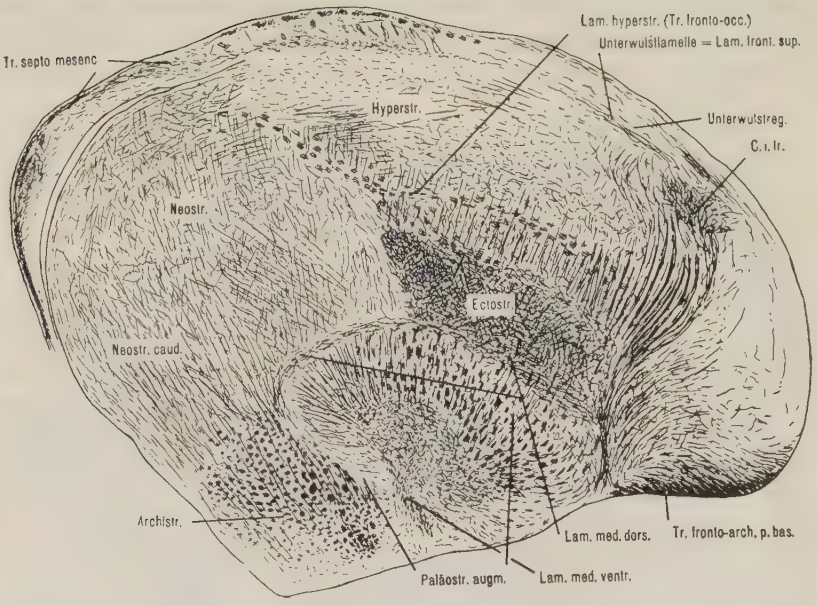


Fig. 21.

Huhn am 100. pe-Tag, Frontalschnitt (rechte Hälfte) auf der Höhe der Com. ant. Uebersichtsbild. Vergr. 1 : 12.

liegende, schmale, markarme „Schicht 2" von Schröder (1911) handeln. Ventral davon finden wir die starken Büschel des Scheidewandbündels. Sie gelangen seitlich an die Peripherie und drängen dort die Rinde auf eine ganz dünne Schicht zusammen.

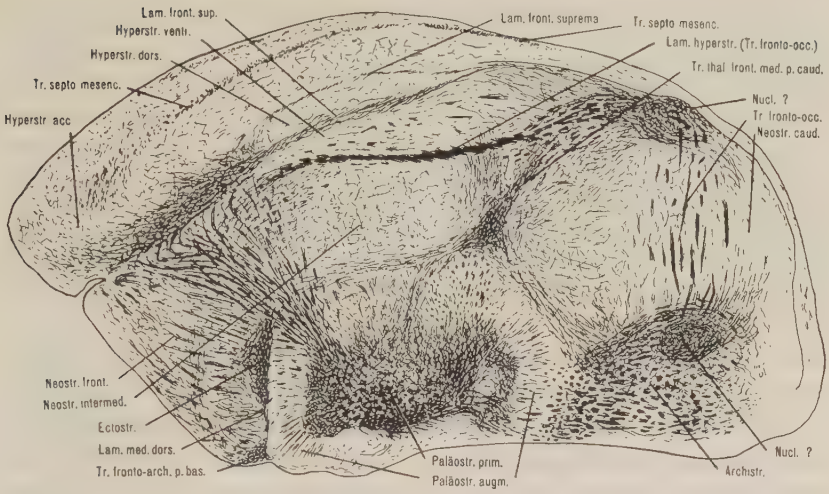


caudal rostral

FIG. 22.

Huhn am 100. pe-Tag, seitl. Sagittalschnitt auf der Höhe des Ectostriatum. Uebersichtsbild. Vergr. 1 : 10.

Die Fasern des Scheidewandbündels stammen zum Grossteil aus dem Sagittalwulst, welcher beim Huhn besonders in dorso-ventraler Richtung eine bessere Entwicklung als beim Star (nach HUBER und CROSBY auch beim Sperling) aufweist. Wo sie nicht durch den Ventrikel scharf vom darunter liegenden Hyperstriatum geschieden sind, stehen sie mit ihm in engem Kontakt. Das Scheidewandbündel nimmt auch Fasern auf, die aus dem rostralsten Gebiet des Hyperstr. accessorium entspringen. Alle diese Fasern streben medianwärts, wo sie sich zwischen Ventrikel und Hirnoberfläche zu starken Strängen sammeln. Sie grenzen dabei gegen die Mitte hin die oben erwähnte Zone gegen die Peripherie ab und ziehen in die eigentliche Scheidewand hinab. Dabei durchlaufen sie die paraentorhinale und die entorhinale Zone. In der Scheidewand finden wir den Tr. septo-mesenc. auf Sagittalschnitten als eine breit nach vorn und oben ausgedehnte Faserschicht, in der die einzelnen Elemente fächerförmig nach unten und hinten zusammenlaufen und einen äusserst starken Stiel bilden. Er biegt seitlich ab und wendet sich in den Epithalamus. Auf den weitern caudalwärts gerichteten Verlauf und die Aufteilung des Bündels in verschiedene Stränge soll hier nicht eingegangen werden, da wir auch die Markscheidenbildung nur im Vorderhirn verfolgen.



rostral caudal

FIG. 23.

Star ad., seitl. Sagittalschnitt. Uebersichtsbild. Vergr. 1 : 9.

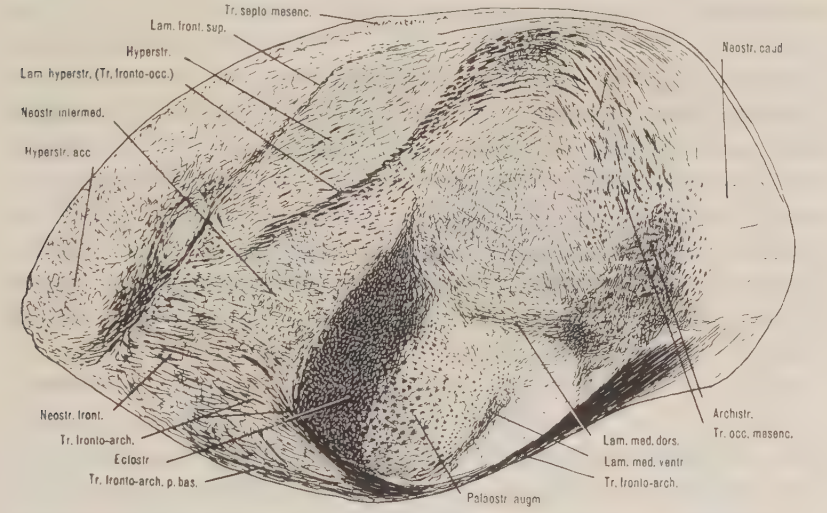


FIG. 24.

Star ad., seitl. Sagittalschnitt (seitl. v. Fig. 23). Uebersichtsbild. Vergr. 1 : 9.

Der Verlauf der einzelnen Fasern im Fächer des Tr. septo-mesenc. ist nicht, wie er meist geschildert wird, eine regelmässige Ausstrahlung der Fasern vom Fächerstiel in die Scheidewand. Beim jungen Huhn

und beim Star, wo die Markfasern des Fächers noch nicht allzu dicht liegen, können wir auf Sagittalschnitten feststellen, dass die vordersten Fasern dieses Bündels innerhalb des Fächers in die hinterste occipitale Region des Sagittalwulstes ziehen und dabei die nach vorn und oben verlaufenden Elemente kreuzen. Kurz nachdem sich die Fasern in der untern Scheidewand verteilen und nach oben und vorn streben, sind sie in einzelne Büschel zusammengefasst, die sich auf ihrem Wege nach aussen oft spitzwinklig schneiden, bevor sie in die Nähe der Hirnoberfläche gelangen und seitwärts umbiegen. Wir haben es also mit einem ziemlich komplexen Faserflechtwerk zu tun. Auf einige Einzelheiten kommen wir bei der Besprechung der Markbildung noch zurück.

Die ersten Markscheiden erscheinen beim Huhn am 17. e-Tag, beim Star am 8.—9. pe-Tag, also 3—4 Entwicklungstage später, im caudalen Bereiche des Tr. septo-mesenc., an der Grenze zwischen Scheidewand und Sagittalwulst. Es sind Fasern, die parallel zur Mittellinie verlaufen und ihr eng anliegen. Im dorsalen Gebiet des Hippocampus und der Area entorhinalis sind sie etwas gehäuft. Caudal davon gelangen sie zu einem Kerngebiet (es war in der mir zugänglichen Literatur nicht beschrieben, ist aber an der charakteristischen Bräunung der Markscheidenschnitte sehr gut erkennbar), das im Adultgehirn von einem dichten Markfasernetz durchflochten ist. Die ersten Markscheiden in diesem Hirnteil erscheinen also wiederum an der Stelle mit der grössten Markanhäufung und den Fasern mit den stärksten Kalibern. Nach 2—3 Tagen finden wir die ersten Markscheiden auch im Fächerstiel des Scheidewandbündels. Nachdem zuerst die hintern und mittleren Fächerstrahlen ihr Mark erhalten haben, werden auch die dorso-rostralwärts verlaufenden Axone myelinisiert. Als letzte Elemente werden die untersten, in horizontaler Richtung nach vorn ziehenden Fasern markhaltig. Gleichzeitig und etwas später sehen wir den Myelinisationsprozess im übrigen Raume des Sagittalwulstes und rostral in der seitlich erweiterten Scheidewand seinen Anfang nehmen. Der anfängliche Rückstand von 4 Tagen holt der Star nach kurzer Zeit auf. So finden wir am 25. E-Tag, d. h. 8 Tage beim Huhn und 4 Tage beim Star, nach der Bildung der ersten Markscheiden ungefähr dasselbe Markscheidenbild. Beim Huhn ist der caudalste Teil des Fächers am 21. e-Tag myelinisiert, beim Star am 11. pe-Tag. Wir finden Markscheiden beim Huhn in der Tangentialschicht und wenige myelinisierte Fasern darunter zwischen ihr und dem Ventrikel. Weiter vorn beschränken sie sich noch auf die eigent-

liche Scheidewand. Am 3. pe-Tag liegen im Fächer die Markfasern bereits zu kleinen Bündeln angeordnet, die sich auf ihrem Verlaufe nach vorn und oben spitzwinklig überschneiden. Bis zum 5. pe-Tag ist das Markfasernetz im oben erwähnten Kerngebiet des caudalen Sagittalwulstes sehr viel dichter geworden. In der Area paraentorhinalis erscheinen die ersten markhaltigen Elemente. Am 10. pe-Tag hat sich die Myelinisation auch auf den vordern Teil des Fächers ausgedehnt und im hintern Bereich des Sagittalwulstes verlaufen Markfasern seitwärts, parallel zur Hirnoberfläche. Das erste Mark in den « frontal radiations » (Huber und Crosby 1929) ist gebildet, am 20. pe-Tag das erste in der „Schicht 2" (Schröder 1911). Nachdem beim Star die ersten Markscheiden im occipitalen Teil des Scheidewandbündels am 8. pe-Tag gebildet sind, und am 11. pe-Tag der hintere Drittel des Fächers markhaltig geworden ist, greift der Myelinisationsprozess am 13. pe-Tag auch auf die Peripherie des Sagittalwulstes über, wo Markscheiden seitwärts umbiegen und Markfasern auch des „medial forebrain bundle" erscheinen (wie beim Huhn am 10. pe-Tag). Am 17. pe-Tag finden wir beim Star die ersten Fasern des Tr. septo-corticalis und des Tr. cortico-septalis myelinisiert. Am 19. pe-Tag gelangen seitwärts abgebogene Markfasern an die Hirnoberfläche bis ans Ende der paraentorhinalen Region, andere grenzen ans Hyperstr. dorsale bzw. Hyperstr. accessorium. Am 21. pe-Tag erscheinen die ersten Markscheiden in den „frontal radiations from dorso-lateral surface area" (Huber und Crosby 1929). Zwischen dem 40. und 70. pe-Tag wird vom Star ein dem Adultzustand ähnlicher Ausbildungsgrad in der Markscheidenbildung erreicht, wie wir ihn beim Huhn erst zwischen dem 90. und 120. pe-Tag antreffen.

2. Archistriatum.

In diesem Abschnitt soll nicht nur die Markscheidenbildung innerhalb dieses Striatumteils beschrieben werden, sondern vor allem die Myelinisation der zu und von ihm führenden Faserzüge. Es handelt sich dabei um den Tr. occipito-mesencephalicus, die Com. anterior, den Tr. fronto-archistriaticus und den Tr. archistriaticus dorsalis.

Was die Topographie anbelangt stützen wir uns auf die Arbeiten von Huber und Crosby (1929) für den Star und von Schröder

(1911) für das Huhn. Dabei verwenden wir nach Möglichkeit die Nomenklatur nach Huber und Crosby.

Das Archistriatum oder das Epistriatum der ältern Autoren liegt im hintern Drittel des Vorderhirns, an seiner ventro-lateralen Basis. Beim Star hat es eine etwas mächtigere Ausbildung erfahren als beim Huhn, was die weite Auswölbung der Hemisphäre nach hinten teilweise mitbedingt.

Aus dem Brachium zieht zuerst seitlich, dann nach oben gerichtet der Tr. occipito-mesencephalicus ins Archistriatum. Auf Sagittalschnitten treffen wir seine Elemente im untern Bereich dieses Streifenkörpers als starke Bündel, die sich weiter oben teilweise auflösen und aufwärts durch das Neostriatum bis unter den Ventrikel ins Hyperstriatum caudale ziehen. Dort stehen sie mit der Lamina hyperstriatica in Verbindung. Beim Star nimmt der Tr. occ. mesenc. auf Sagittalschnitten einen grössern Raum ein als beim Huhn und ist besser entwickelt. Auch seine Faserbündel sind kräftiger.

Die Com. anterior verbindet die Archistriata der beiden Hemisphären miteinander. Als horizontal verlaufendes, sehr dichtes Faserbündel kreuzen ihre Elemente in der Mediane.

Aus dem vordern Ende dieses Hirnteils entspringt der Tr. fronto-archistriaticus. Er zieht ganz peripher nahe der Hirnbasis ventral vom Paläostriatum und Ectostriatum nach vorn ins Neo- und Hyperstriatum. Der kompakte Strang löst sich am vordern, untern Ende des Ectostriatum auf. Ein Teil seiner Fasern wendet sich nach oben (pars basalis), wobei fortwährend Elemente ins Neostriatum frontale abgegeben werden. Beim Star scheinen diese Fasern den vordern Teil des Ectostriatum zu umfassen. Beim Huhn dagegen sind sie auf der Höhe des Ectostriatum nicht mehr weiter zu verfolgen. Die direkt durch das Neostriatum hindurch nach vorn ziehenden Fasern (pars frontalis) gelangen ins Hyperstriatum frontale. Nach Schröder (1911) sollen sie mit transversal verlaufenden Fasern des Caput hyperstriati in Verbindung stehen.

Der Tr. archistriaticus dorsalis (Tr. dorso-epistriaticus) zieht vom Archistriatum nach oben ins Neostriatum caudale. Er gelangt dabei mit seinen dorsalsten Elementen bis unter den Ventrikel. Beim Star scheint er auch mit der Lamina hyperstr. und dadurch mit dem caudalen Hyperstr. in Verbindung zu stehen. Anschliessend an den rostralen Teil dieser Fasern finden wir beim Huhn eine Reihe von Axonen, die parallel mit ihnen verlaufen, aber nicht im Archistriatum enden, sondern sich in einem flachen Bogen nach vorn wenden. In ihrem untern Verlauf kommen sie dabei rostral der Fasern des Tr. fronto-archistriaticus zu liegen. Schröder (1911) bezeichnet sie als Tr. uncinatus hyperstr. Beim Star konnten wir dieses Bündel nicht lokalisieren.

Beim Star finden wir in der obern Hälfte des Archistriatum einen von der Umgebung durch seine hellere Färbung und intensivere Durchflechtung mit Markfasern gut abgehobenen, auf Sagittalschnitten

rundlich erscheinenden Kern. Er wird von einem dichten Fasernetz durchzogen und eingekapselt. Beim Huhn war er anhand der Markscheidenpräparate nicht festzustellen. Für den Sperling, der nach der Beschreibung und den Abbildungen ähnliche Faser- und Kernverhältnisse wie der Star aufweist, wurde er von Huber und Crosby nicht beschrieben.

Die vordere Kommissur, die mit ihren feinen Fasern das Archistriatum als zartes aber dichtes Fasernetz durchsetzt, erhält beim Huhn die ersten Markfasern am 19. e-Tag, beim Star am 29. E-Tag. Die Myelinisation beginnt in der Mediane und leicht seitlich davon und dehnt sich dann sehr schnell seitwärts aus. Ungefähr 10 Tage nach dem Erscheinen der ersten Markscheiden hat der Star seinen Rückstand von 10 Entwicklungstagen aufgeholt, sodass zwischen dem 30. und 32. E-Tag bei Star und Huhn das Kommissurenbündel und sein Fasernetz im Archistriatum ungefähr dieselbe Dichtigkeit von Markscheiden aufweist.

Im Brachiumanteil des Tr. occ. mesenc. werden die ersten Markscheiden beim Huhn am 17. e-Tag, beim Star am 26.—29. E-Tag, also ca. 11 Tage später sichtbar. Am 3. pe-Tag sind seine Fasern beim Huhn und am 20. pe-Tag beim Star als kleine Bündel im untern Archistriatum festzustellen, von denen die dorsalsten etwas über die Lamina hyperstriatica hinausreichen. Ungefähr zur gleichen Entwicklungszeit, d. h. zwischen dem 40. und 50. E-Tag gelangen Markfasern des Tr. occ. mesenc. unterhalb des Hemisphären-Ventrikels ins hinterste Gebiet des Hyperstriatum caudale, womit der anfängliche Rückstand beim Star aufgeholt sein dürfte.

Der Tr. fronto-archistriaticus erhält beim Huhn am 23., beim Star zwischen dem 30. und 32. E-Tag die ersten Markscheiden. Sie wenden sich vom Archistriatum nach vorn, verschwinden an der Stelle, wo das Bündel vom Ectostriatum bezw. Hyperstriatum an die Peripherie hinaus gedrängt wird. Am 25. pe-Tag können beim Star Markfasern seiner pars frontalis, nachdem sie das Neostriatum frontale durchlaufen haben, bis ins Hyperstriatum verfolgt werden. Auch die pars dorsalis zeigt gut ausgebildete Markscheiden, die das Ectostriatum erreichen und wahrscheinlich auch myelinisierte Elemente ins Neostriatum nach vorn abgeben. Um diese Zeit (3. pe-Tag) haben einige Elemente des Tr. uncinatus hyperstriati beim Huhn ihr Mark erhalten. Aehnlich wie in beiden zuerst erwähnten Fasersystemen des Archistr. ist der weitere Myelinisa-

tionsverlauf beim Star rascher als beim Huhn. Dasselbe gilt auch für die Markbildung im Tr. archistr. dorsalis, wo die ersten Markscheiden beim Star zwischen dem 20. und 25. pe-Tag im Neostriatum erscheinen, beim Huhn aber ungefähr 10 Tage vorher. Doch lässt sich hier die Markscheidenbildung nicht so leicht verfolgen wie bei den andern beschriebenen Bündeln, da sich seine Fasern mit denjenigen des Tr. occ. mesenc. in ihrem Verlaufe nach oben ins hintere Ende des Hyperstr. mischen. Der beim Star im Archistriatum vorgefundene Kern (siehe Seite 168) zeigt in seinem Innern am 25. pe-Tag die ersten Markscheiden. Am 40. pe-Tag ist das ganze Archistriatum samt diesem Kern von sehr vielen Markscheiden durchsetzt. Unten und seitlich ist er von einem dichten Fasernetz becherartig eingekapselt. (Siehe Fig. 23.)

Der Myelinisationsprozess verläuft im Archistriatum und in den mit ihm in Verbindung stehenden von uns untersuchten Faserzügen bei Star und Huhn in derselben zeitlichen Reihenfolge. Er beginnt mit dem Auftreten der ersten Markscheiden im Tr. occ. mesenc. im Brachium, die 3—4 Tage später bis ins Archistriatum vordringen. In dieser Zeit hat die Myelinisation auch auf die Commissura anterior übergegriffen. Nach weitern 3 Tagen folgen Tr. fronto-archistriaticus und Tr. archistr. dorsalis. Dagegen beginnt die Myelinisation beim Star ganz allgemein 7—10 Tage später als beim Huhn, verläuft aber relativ rascher, sodass ungefähr 10—14 Tage später der anfängliche Rückstand beim Star aufgeholt erscheint.

3. Brachium, Paläostriatum und Ectostriatum.

Da die Fasersysteme des Ectostriatum und des Paläostriatum in enger Beziehung zueinander stehen, und sich ihre caudalwärts führenden Elemente im Brachium vereinigen, soll die Markscheidenentwicklung dieser beiden Streifenkörper mit dem Brachium im Zusammenhang besprochen werden.

Wir verwenden dabei hauptsächlich die Nomenklatur von Huber und Crosby (1929) und fügen, wo es uns tunlich erscheint, die Benennung von Schröder (1911) bei.

Im Brachium sammeln sich die aus dem Vorderhirn caudalwärts führenden Faserbündel zu einem äusserst mächtigen Strang. Bei der Verfolgung der Markscheidenbildung im Brachium beschränken wir

uns auf folgende, leicht identifizierbare Bündel: Tr. strio-tegmentalis et cerebellaris (Tr. strio-mesencephalicus); Tr. thalamo-frontalis lateralis (Tr. strio-thalamicus); Tr. occipito-mesencephalicus. Die beiden erstgenannten Bündel wurden im Abschnitt über das Diencephalon, z. T. bereits besprochen, und der dritte fand bei der Behandlung des Archistriatum besondere Berücksichtigung. Der Tr. occipito-mesenc. nimmt im Brachium den dorso-medialsten Teil ein. Seine Fasern kommen aus dem caudalen Hyperstr. und dem Archistr. Caudalwärts stehen sie mit dem Nucl. ovoidalis und dem Nucl. spiriformis in Beziehung. Der Tr. strio-tegmentalis et cerebellaris erhält seine Fasern aus dem Ecto- und dem Paläostr., wie auch aus dem Neostr. frontale. Er soll die meisten Fasern der Lamina medullaris ventralis in sich aufnehmen. Demnach scheint er an der Faserung des Paläostr. (hauptsächlich Pal. primitivum) den grössten Anteil zu haben. Im Brachium wird er in kleinere Bündel mit markarmen Zwischenzonen aufgelockert. Der Tr. thalamo-frontalis lateralis erhält seine Fasern aus dem Ectostriatum und dem ventralen und dorsalen Hyperstriatum. Er führt im Diencephalon zum Nucl. rotundus. Im Brachium verläuft er am weitesten seitlich.

Das Paläostriatum (Mesostriatum) wird auf seiner dorsalen Seite durch die Lamina medullaris dorsalis vom darüber liegenden Neostriatum getrennt. Rostral beginnt es kurz hinter dem Lobus parolfactorius (Schröder 1911). Es erstreckt sich auf die untere, innere Hälfte der Hemisphäre. Schröder (1911) unterteilt es in eine Pars medialis, frontalis und occipitalis. Nach ihm erscheinen beim Huhn die ersten Markscheiden am 14. e-Tag im frontalen Teil, wo wir später den grössten Markreichtum antreffen; am 19. e-Tag im occipitalen Teil. Am 10. pe-Tag sollen im mittleren Teil noch keine Markscheiden vorhanden sein. Huber und Crosby unterscheiden ein Paläostr. primitivum und ein Paläostr. augmentatum, die durch die Lamina medullaris ventralis getrennt werden. Im Paläostr. augmentatum führen die Fasern von der Lamina med. ventr. fächerförmig divergierend in lockern Bündeln nach aussen zur Lamina med. dorsalis. Im Paläostr. primitivum nimmt die Lamina med. ventr. als sehr dicke Lamelle den grössern Teil ein. Sie zeichnet sich durch ein dichtes Fasernetz aus. In die untere Hälfte des Paläostr. begeben sich die meisten Elemente aus dem Brachium.

Das Ectostriatum liegt der Lamina medullaris dorsalis und damit dem Paläostriatum augmentatum an seiner dorso-lateralen Seite kalottenförmig auf. Es wird von einem sehr dichten Fasernetz durchzogen.

Die ersten Markscheiden im Vorderhirn von Huhn und Star werden im Brachium, im Anschluss an die Myelinisation des Zwischenhirns gebildet. Es sind Markfasern des Tr. strio-tegmentalis et cerebellaris, die beim Huhn am 14. e-Tag und beim Star am 17. E-Tag bis zum Paläostriatum primitivum vordringen, wo sie strahlenförmig aufsplittern. Einen Tag später treten sie beim Huhn

in den mittleren Bereich der Lamina medullaris ventralis ein. Die gleiche Entwicklungsstufe zeigt der Star am 19. E-Tag, womit er gegenüber dem Huhn 4—5 Tage im Rückstand ist. Nach 2 weitern Tagen ist beim Huhn diese Lamelle schon reichlich mit Markscheiden versehen, wogegen beim Star die dorsalsten und ventralsten Teile noch arm an Mark sind. Am 15. e-Tag werden die ersten Markscheiden des Tr. thalamo-frontalis lateralis beim Huhn gebildet. Sie ziehen vom Nucl. rotundus bis ins untere Ende des Paläostriatum. Am 17. e-Tag ist aus den anfänglich wenigen Markscheiden bereits ein ziemlich starker Markstrang geworden. Beim Star finden wir dort am 25. E-Tag die ersten, schon ziemlich vielen Markscheiden. Der Rückstand beträgt demnach 8—10 Tage. Dasselbe gilt für den Tr. occ. mesenc., dessen Myelinisation bereits früher besprochen wurde (S. 169).

Im Paläostriatum augmentatum finden wir beim Huhn am 17. e-Tag, beim Star am 23. E-Tag die ersten Markscheiden. Diese ersten Markfasern sind bereits zu Bündeln von 3—4 Elementen gruppiert, die rasch dicker werden (beim Star z. B. bis 8 Markscheiden an einem Bündel am 26. E-Tag).

Die ersten Markscheiden der Lamina med. dorsalis erscheinen beim Star knapp vor dem 25. E-Tag, an der Grenze gegen das Ectostriatum. Die Zahl ihrer Markfasern nimmt dann sehr rasch zu. Am 29. E-Tag ist sie ziemlich markreich. Medianwärts erreichen ihre myelinisierten Elemente zwischen dem 33. und 37. E-Tag den Ventrikel. Beim Huhn werden die ersten Markfasern 8 Tage früher gebildet, um zwischen dem 23. und 25. E-Tag mit ihren innersten Markfasern bis zum Ventrikel zu gelangen.

Mit dem Myelinisationsbeginn in der Lamina med. dors. erhalten auch die ersten Fasern im anschliessenden Ectostriatum die ersten Markscheiden. Sie entwickeln sich dann in den folgenden 4—5 Tagen zu einem schon recht dichten Fasernetz.

Im Bereich des Paläostriatum werden im Tr. thalamo-frontalis medialis pars caudalis beim Huhn am 19. e-Tag, beim Star am 23. E-Tag die ersten Markscheiden gebildet, die sich beim Huhn bis zum 21. e-Tag im anschliessenden Neostriatum zu einem Fasernetz verdichten. Dasselbe Entwicklungsbild zeigt der Star am 25. E-Tag.

Die zeitlich stark gestufte Myelinisation der verschiedenen, das Paläostriatum mit Fasern durchziehenden Bündel im Gehirn

des Stars gibt uns die Möglichkeit, sie einzelnen Teilen des Streifenkörpers zuzuordnen. So ist anzunehmen, dass die Grosszahl der zuerst markreif gewordenen Fasern des Tr. strio-tegmentalis et cerebellaris im Paläostriatum und der Lamina medullaris ventralis endigen. Anschliessend an den Myelinisationsbeginn dieses Bündels im Brachium zeigen sich nämlich die ersten Markscheiden im Paläostriatum primitivum. Schon nach wenigen Tagen ist ein recht dichtes Fasernetz gebildet, das von der gut entwickelten Lamina med. ventr. gegen das noch vollständig markfreie Paläostr. augm. abgegrenzt ist. Zwei bis drei Tage verstreichen, bis nach Beginn der Markbildung in der Lam. med. ventr. auch im Paläostr. augment. die ersten Markscheiden auftreten. Knapp vor ihrem Erscheinen finden wir im Thalamus die ersten Markscheiden im Tr. thalamo-front. lat., was die Vermutung nahe legt, dass es sich bei den ersten Markfasern im Paläostr. augm. um dieselben Fasern handelt. Zu denselben Ergebnissen kommen wir auch beim Huhn. Nur ist bei ihm die zeitliche Aufeinanderfolge der Markreifung der betreffenden Faserzüge und Striatumteile viel gedrängter, was die Beobachtung stark erschwert.

Wenn wir die Ergebnisse kurz zusammenfassen, stellen wir fest, dass im Vorderhirn die Markbildung im Brachium beginnt und von da rostralwärts fortschreitet. Im Brachium entwickelt sich das Mark um 4—10 Tage später als beim Huhn. Zeitlich ähnliche Unterschiede im Myelinisationsbeginn finden wir auch in den andern Teilen des Basalganglion.

4. Neostriatum.

Schröder (1911), dessen wertvolle Arbeit wir zur Klärung der topographischen Faser-Verhältnisse im Vorderhirn des Huhns so oft zu Rate ziehen, kennt kein Neostriatum. Der Teil des Streifenkörpers, der über der Lamina medullaris dorsalis liegt, wird von ihm insgesamt als Hyperstriatum bezeichnet. Wie wir später sehen werden, kann für das Huhn eine klare Grenze zwischen Neo- und Hyperstriatum, wie sie für die Passerinen in Form der Lamina hyperstriatica besteht, nicht gefunden werden.

Daraus erwachsen uns Schwierigkeiten in der Lokalisation des Neostriatum für das Huhn. Wir geben darum zuerst eine kurze Beschreibung des Neostriatum für den Star. Dabei halten wir uns

an die topographischen Befunde, wie sie von Huber und Crosby beim Sperling beobachtet wurden. Im Anschluss daran werden wir auf einige Besonderheiten und Unterschiede beim Huhn hinweisen.

Das Neostriatum liegt kappenförmig dem Paläo- und lateralwärts dem Ectostriatum auf. Vom Paläostriatum wird es durch die Lamina med. dorsalis getrennt. Oben liegt ihm das Hyperstriatum auf, von dem es dorsal von der Lamina hyperstriatica getrennt wird. Das Neostriatum beginnt rostral etwas hinter dem Vorderpol des Telencephalon und dehnt sich nach hinten bis ins occipitale Hirngebiet aus. Huber und Crosby unterscheiden ein Neostriatum frontale, intermediale und caudale.

Das Neostriatum frontale grenzt vorn an das Hyperstr. dorsale und wird von ihm durch das rostrale Ende der Lamina frontalis superior getrennt. Nach oben reicht es bis zu den untersten Fasern der Lamina hyperstr. Vom darunter liegenden Paläostriatum wird es durch die Lamina med. dorsalis getrennt. Seitwärts rückt es etwas von der ventralen Hemisphären-Peripherie weg, indem es dort von den Fasern des Tr. fronto-archistriaticus, die nach vorn ziehen, verdrängt wird. Medial des Ectostr. wird es von starken Fasern des Tr. thalamo-frontalis medialis pars frontalis in caudo-rostraler Richtung durchzogen.

Das Neostriatum intermediale schliesst sich unmittelbar dorsal- und dorso-occipitalwärts an das Neostr. frontale an. Fasern des Tr. thalamo-frontalis medialis pars caudalis trennen es vom dahinter liegenden Neostr. caudale. Doch ist diese Grenze unscharf.

Das Neostriatum caudale liegt im occipitalen Teil der Hemisphäre und grenzt unmittelbar an den Ventrikel. In seinem caudalsten Teil wird es vom Tr. archistriaticus dorsalis durchzogen. Medial liegt es dem Archistriatum auf.

In diesem Zusammenhang möchten wir noch auf ein Kerngebiet hinweisen, das im obersten Bereich des Neostr. caudale liegt und von Huber und Crosby (1929) nicht beschrieben wurde. Zwischen den letzten, hintersten Fasern der Lamina hyperstr. finden wir dort beim Star einen gut entwickelten, eiförmigen Kern. Durch seine etwas hellere Färbung hebt er sich auf Gefrierschnitten (Markscheiden-Präparate) sehr gut von der Umgebung ab. Er drückt die beiden sich berührenden Ventrikelwände von unten in den Sagittalwulst hinein, sodass er schon durch diese Eindellung sehr gut lokalisiert werden kann. Er wird von einem sehr dichten, aus feinen Markfasern bestehenden Netz umsponnen und durchdrungen. Elemente der Lamina hyperstr. scheinen von vorn in ihn einzutreten oder durch ihn hindurch zu verlaufen. Von hinten und unten ziehen Fasern des Tr. occipito-mesenc. und des Tr. archis triaticus dorsalis in sein Inneres. Beim Huhn konnte dieser Kern nicht gefunden werden.

Wie bereits erwähnt, finden wir im Neostriatum des Huhns etwas andere Faserverhältnisse, was einerseits die Begrenzung des Neostr. als Ganzes, wie anderseits seine Unterteilung in verschiedene Bezirke stark erschwert.

Währenddem die ventrale Abgrenzung des Neostr. gegen das darunter liegende Paläostr. auch beim Huhn durch die Lamina med. dorsalis leicht gezogen werden kann, stossen wir bei der dorsalen Abgrenzung gegen das Hyperstriatum hin auf Schwierigkeiten. Beim Star bildet die Lam. hyperstr. (= Tr. fronto-occipitalis) als schmale, aber gut ausgeprägte Lamelle diese Grenze. Im mittleren Teil der Hemisphäre verläuft sie auf Frontalschnitten im schwachen Bogen vom seitwärts gewendeten Ventrikelteil parallel zur Oberfläche bis weit in die untere Hälfte des Vorderhirns hinab. Im caudo-lateralen Ende vermischen sich ihre Fasern mit Elementen des Tr. occ. mesenc. und des Tr. archistriaticus dorsalis. Nach vorn reicht sie bis auf die Höhe der am meisten dorsorostral gelegenen Ectostriatumfasern. Beim Huhn ist diese Lamelle viel schwächer ausgebildet. Ihre Markfasern zeigen sich auf Frontalschnitten oberhalb des Ectostr. in aufgelöster Formation. Seitwärts und gegen die Mitte hin sind sie zu einer ganz schwach ausgebildeten Lamelle gruppiert, die aber recht bald verschwindet. Auf seitlichen Sagittalschnitten erscheint sie uns als breites Faserband, das etwas unterhalb des dorso-rostralen horizontal gelegenen Ventrikelendes bis zur obern Mitte der Lam. med. dorsalis hinabzieht.

Die Capsula int. frontalis und Capsula int. occipitalis, die das Neostriatum von unten nach oben schneiden, ermöglichen, ähnlich wie beim Star, eine Gliederung in drei Teile. Als Neostriatum frontale wollen wir beim Huhn denjenigen Striatumteil bezeichnen, der rostral von der Lamina med. dorsalis liegt und oben von den schräg aufsteigenden Fasern der Capsula int. front. gegen das Neostr. intermediale getrennt wird. Die Begrenzung nach vorn ist unsicher. Zwischen der Capsula int. front. und der Capsula int. occ. befindet sich das Neostr. intermediale, das oben auf einer ganz kurzen Strecke von der Lam. hyperstr. überdacht wird. Der Striatumteil, der zwischen der Capsula int. occipitalis und dem Ventrikel liegt, gilt auch beim Huhn als caudaler Teil des Neostriatum.

Die Entwicklung der Markscheiden konnte am besten anhand von Sagittalschnitten verfolgt werden. Wo es nötig war, wurden auch Frontalschnitte für unsere Untersuchungen benutzt. Im Wesentlichen beschränken sich unsere Beobachtungen auf die wichtigsten Faserzüge [Lamina hyperstr. (= Tr. occ. front.), Capsula int. front. (Tr. thalamo-front. med. pars front.), Capsula int. occ. (Tr. thalamo-front. med. pars caud.)]. Die Markscheidenbildung des Tr. occ. mesenc., der durch das Neostr. caud. hindurchzieht und des Tr. fronto-archistr., der z. T. im Neostr. front. endet, wurde bereits früher im Abschnitt über das Archistriatum besprochen.

Im Anschluss an die Myelinisation im Paläostriatum wird auch das Neostriatum myelinisiert. Die ersten Markscheiden erscheinen beim Huhn am 21. e-Tag, beim Star am 17. pe-Tag im Neostriatum frontale (Tr. quinto-frontalis). Markfasern dieses Bündels ziehen

von der Lam. med. dors. abwärts ins Neostr. front. Beim Huhn erreichen die markhaltigen Elemente im ventralen Ast bereits den Tuber capitis hyperstriati. Ebenso finden wir einige Markfasern im Bereiche des Tr. thalamo-frontalis lateralis und etwas dorsal im Tr. thalamo-front. medialis pars frontalis (Capsula interna front.) und im Tr. thalamo-front. medialis (Capsula int. occ.), dessen oberste markhaltige Fasern über die Lam. med. dors. hinaus ins Neostr. eindringen. Seine pars caudalis sendet einige Markscheiden 2 Tage später ebenfalls ins Neostr. Beim Huhn dringen Markfasern dorsal des Ectostr. kurz ins Neostr. intermediale ein und scheinen sich in der Unterwulstlamelle fortzusetzen. Mit Ausnahme des Neostr. frontale, dem Bereiche der beiden Capsulae und einigen Markfasern, die aus dem Gebiet des Ectostr. eindringen ist das ganze Neostr. beim Star immer noch sehr arm an Myelin. Am 5. pe-Tag sind beim Huhn im ganzen Gebiet des Neostr., ausgenommen der caudale Teil, Markscheiden vorhanden. Ueberall stellen wir eine starke Myelinzunahme fest. Besonders gut entwickelt sind die Markscheiden des Tr. quinto-frontalis (Neostriatum front.) und die beiden Capsulae. Nachdem sich die Lamina hyperstr. beim Star schon am 20. pe-Tag auf Gefrierschnitten durch starke Blautönung von der Umgebung recht gut abgehoben hat, finden wir dort die ersten Markscheiden am 25. pe-Tag (37. E-Tag). Sie reichen aufwärts noch nicht bis zum Ventrikel. Erst am 20. pe-Tag (40. E-Tag) finden wir dort auch beim Huhn einige Markscheiden, die nach ihrer Anzahl zu schliessen, 2—3 Tage vorher gebildet wurden. Sie sind bereits zu lockeren Bündeln zusammengeschlossen. Nachdem in den übrigen untersuchten Fasersystemen (Tr. quinto-frontalis, Fasern vom Ectostriatum ins Neostr. intermediale, Capsula int. front. und occ.) beim Star ein Rückstand von 8 Tagen festzustellen ist, setzt die Myelinisation bei Huhn und Star in der Lamina hyperstr. am selben Entwicklungstage ein. Damit scheint uns der anfängliche Rückstand in der Myelinisation des Neostr. beim Star aufgeholt zu sein. Bereits 10 Tage nach dem Erscheinen der ersten Markscheiden in der Lam. hyperstr. finden wir beim Star fast auf der ganzen Ausdehnung dieses Fasersystems Markscheiden, ein Entwicklungsstadium, das beim Huhn erst einige Tage später erreicht wird. Beim Huhn dauert demnach die Zeitspanne vom Erscheinen der ersten Markscheiden in der Lam. hyperstr. bis wir fast überall auf ihrem

Gesamtbereich Markscheiden antreffen 30 Tage (d. h. v. Schlüpftag bis zum 30. pe-Tag), beim Star dagegen nur ca. 13 Tage (d. h. vom 17. pe-Tag bis zum 30. pe-Tag). Dieses Beispiel zeigt sehr klar die anfängliche Verzögerung im Myelinisationsbeginn im Striatum des Stars. Nachdem aber einmal die ersten Markscheiden gebildet sind, verläuft der Myelinisationsprozess im Streifenkörper des Vorderhirns sehr viel rascher als beim Huhn und scheint nach einer kürzern Entwicklungszeit zum Abschluss zu kommen.

5. Hyperstriatum.

Bei der Lokalisation und der Gliederung des Hyperstriatum begegnen wir denselben Schwierigkeiten, auf die wir schon beim Neostriatum hinweisen. Die Lamina hyperstriatica, die beim Star als Grenzlamelle gegen das darunter liegende Neostriatum bezeichnet wird, ist beim Huhn räumlich viel schwächer entwickelt. Sie beschränkt sich auf einen mittleren Hemisphärenteil, sodass seitlich und medial Neo- und Hyperstriatum fliessend ineinander übergehen. Ferner scheint es uns unmöglich, im Hyperstriatum des Huhns die von Huber und Crosby (1929) für den Sperling vorgenommenen Unterteilungen machen zu können. Aus den uns zur Verfügung stehenden Markscheiden-Präparaten geht lediglich hervor, dass die Verhältnisse in diesem Streifenkörper bei Huhn und Star recht verschieden sind. Erst eingehende vergleichende Untersuchungen über die Kernverhältnisse werden uns die notwendige Klarheit verschaffen. Immerhin glauben wir anhand der Markscheidenbilder und der Schilderungen von Huber und Crosby (1929) und von Schröder (1911) die Lamina frontalis superior beim Sperling (Star) mit der Unterwulstlamelle beim Huhn identifizieren zu dürfen. Sie gilt als Grenze zwischen Hyperstr. ventrale und Hyperstr. dorsale und ist deshalb für den Vergleich als topographischer Anhaltspunkt wichtig.

In diesem Zusammenhang sei nur ganz kurz auf einen wichtigen Unterschied in der Hirngestaltung von Huhn und Star hingewiesen, der sich anhand des Faserverlaufes ergibt.

Nehmen wir die Unterwulstlamelle (Lamina front. superior) als seitliche und untere Begrenzung der Unterwulstregion (Schröder 1911) oder als trennende Faserschicht zwischen Hyperstr. ventrale und dorsale (Huber und Crosby 1929), so ergeben sich aus dem recht verschieden

gerichteten Verlauf dieser Lamelle für das Vorderhirn von Huhn und Star andere räumliche Verhältnisse. Beim Star beginnt diese Lamelle, die beim Huhn etwas mächtiger entwickelt ist, am obern Ventrikelende. Von da verläuft sie in horizontaler Richtung oder sogar leicht ventralwärts gewendet an die laterale Hirnoberfläche. Sie grenzt nach oben eine schmale Hirnpartie ab, die bis auf die Mitte der Hemisphäre hinabreicht. Beim Huhn dagegen beginnt die Unterwulstlamelle unterhalb des obern Ventrikelendes, ungefähr in zwei Drittel Höhe des Ventrikels. Von da zieht sie, in einem Winkel von 45° zur Sagittalebene, an die obere Hirnperipherie. Damit wird die oberflächliche Ausdehnung der Unterwulstregion gegenüber den Verhältnissen beim Star um die Hälfte reduziert. Dagegen greift sie beim Huhn viel tiefer in den Streifenkörper hinein. Daraus resultieren wesentliche Unterschiede in der Lagerung der Hyperstriata ventrale, dorsale und accessorium.

Huber und Crosby (1929) unterscheiden im Hyperstriatum einen ventralen und einen dorsalen Anteil, die vom Hyperstr. accessorium überlagert werden. Das Hyperstr. ventrale wird unten von der Lamina hyperstr. gegen das Neostr. begrenzt. Sein medialer Teil grenzt an die Ventrikelwölbung. Die oben genannten Autoren unterscheiden ein Hyperstr. ventro-ventrale und dorso-ventrale. Das erstere zeichnet sich durch die parallele Lagerung nach aussen verlaufender Markfasern aus, währenddem das letztere von einem Fasernetz durchzogen ist. Doch ist diese Gliederung besonders in früh-postembryonalen Stadien nicht immer leicht festzustellen. Das Hyperstr. ventrale beschränkt sich mehr auf die hintere Zone und reicht nach vorn bis auf die Höhe des rostralen Endes der Lamina hyperstr. Das Hyperstr. dorsale erstreckt sich bis an die ventro-rostrale Hirnbasis. Seitlich gelangen Fasern aus dem Neo- und dem Ectostriatum in seinen vordersten Bereich. Ebenso steht es dort in Verbindung mit dem Fasersystem der Lamina front. superior.

Das Hyperstr. accessorium bildet den dorsalen Abschluss des Basalganglion. Es liegt knapp unter der Oberfläche und wird nach unten durch die Lamina frontalis suprema vom Hyperstriatum dorsale getrennt. Es nimmt einen grossen Teil des Sagittalwulstes ein. Die Markscheidenbildung in diesem Gebiet wurde im Zusammenhang mit dem Tr. septomesenc. früher besprochen.

Im Hyperstriatum des Huhns finden wir die ersten Markscheiden am 23. E-Tag (3. pe-Tag), beim Star am 29. E-Tag (17. pe-Tag). Die ersten Myelinfasern gehören bei beiden der Lam. front. superior (Unterwulstlamelle) an, die im Anschluss an die Capsula interna frontalis (Tr. quinto-frontalis-Neostr. frontale) myelinisiert werden und im Hyperstr. dorsale nach vorn und schräg oben verlaufen. Der anfängliche Myelinisations-Rückstand von 6 Tagen beim Star wird rasch aufgeholt. Bei ihm finden wir bereits am 32. E-Tag Markfasern vom untern Ende der Lam. front. superior bis zum

Ventrikel, was beim Huhn erst zwischen dem 40.—50. E-Tag der Fall ist. Gleichzeitig mit dieser Lamelle werden auch Fasern im rostralen Teil des Hyperstr. dorsale und accessorium markhaltig. Auch hier wird der anfängliche Rückstand vom Star nach ungefähr 8—10 Tagen eingeholt.

Beim Huhn sind am 5. pe-Tag Fasern im Hyperstr. markhaltig geworden, die aus dem Ectostr. durch das Neostr. zu ihm gelangen. Am 30. pe-Tag finden wir bei ihm im periventrikulären System die ersten Markfasern, beim Star am 25. pe-Tag. Ebenso sind beim Star die ersten Markscheiden im Hyperstr. ventrale (ventro-ventrale) erschienen, die von der Lam. hyperstr. zur Lam. front. superior ziehen. Der dorsale Anteil des Hyperstr. und das ihm aufliegende Hyperstr. acc. in der Gegend der Lam. front. suprema wie auch der laterale Bereich des Hyperstr. ventr. sind ohne Markscheiden. Wir finden sie dort erst am 30. pe-Tag. Am 40. pe-Tag sind im Hyperstr. dorsale und acc. die ersten Markfasern der Lam. suprema gebildet. Beim Star dürfte der Endzustand zwischen dem 60. und 80. E-Tag nahezu verwirklicht sein, was für das Huhn sicher erst viel später zutrifft. Näheren Aufschluss werden wir darüber erst erhalten, wenn es möglich sein wird, die Wachstumsverhältnisse der Markfasern quantitativ zu erfassen.

F. VERGLEICH DES MYELINISATIONSVERLAUFES BEI HÜHNER- UND SPERLINGSVÖGELN

Bevor wir zur Besprechung der Markscheidenbildung übergehen, soll hier kurz der Verlauf des Hirnwachstums behandelt werden, das von Portmann (1942) und Sutter (1943) bei Phasianiden und Passerinen in quantitativer Hinsicht eingehend untersucht worden ist. Erst wenn wir diese Vorgänge einigermassen überblicken, wird uns der Differenzierungsvorgang, die Markscheidenbildung, als Komponente der Gesamtentwicklung des Vogelhirns verständlich.

Das embryonale Hirnwachstum kann bei Hühnern und Sperlingsvögeln gleicher Körpergrösse zeitlich ziemlich gleichartig verlaufen. Beispielsweise sind die Gehirne von Wachtel und Star am 13. e-Tag gleich gross und stimmen auch in den Proportionen der Hirnteile überein. Entsprechend der um ein Drittel kürzeren Brut-

zeit der Passerinen ergibt sich somit für diese am Schlüpftag ein Gehirn, das ungefähr demjenigen eines Hühnervogelembryos am Ende des 2. Drittels der Brutzeit entspricht. Ganz anders verhält es sich mit dem Körperwachstum; bis zum 13. e-Tag (Schlüpftag) baut der Star einen mehr als doppelt so schweren Körper auf als die Wachtel, woraus sich ergibt, dass am Ende der Embryonalzeit das Gehirn im Vergleich zur Körpergrösse verhältnismässig gering entwickelt ist.

Die Hühnervögel schlüpfen mit einem sehr weit entwickelten Gehirn, was mit der Beweglichkeit und weitgehenden Selbständigkeit des Nestflüchterkükens zusammenhängt. Ein sehr intensives Wachstum während der Embryonalzeit sorgt für die Erreichung dieses Zieles. Nach dem Schlüpfen nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit des Gehirns stark ab, und erst nach einer über Monate sich ausdehnenden postembryonalen Entwicklungszeit wird relativ spät das Endgewicht erreicht.

Der frisch geschlüpfte Sperlingsvogel besitzt hingegen ein sehr kleines, wenig differenziertes Gehirn, dafür einen stark entwickelten Stoffwechselapparat, und ist in seiner Hilflosigkeit ganz auf die Elternvögel angewiesen. Erst nach dem Schlüpfen erfährt das Gehirnwachstum eine starke Beschleunigung. Der Aufbauprozess verläuft in der Praejuvenilzeit derart rasch, dass der knapp dreiwöchige Jungstar beim Ausfliegen über ein fast ausgewachsenes Gehirn verfügt.

Auf Grund der Veränderungen des Trockensubstanz- und des Stickstoffgehaltes im Vogelhirn während seines Wachstums, glaubte Sutter (1943) auch Rückschlüsse auf die Differenzierungsvorgänge ziehen zu dürfen. Die Zunahme des Trockensubstanzgehaltes wurde in der Hauptsache als Fettaufbau, der im Zusammenhang mit der Markscheidenbildung steht, betrachtet. Ein Vergleich der Sperlings- und Hühnervögel ergab äusserst charakteristische Verschiedenheiten zwischen den beiden Gruppen.

Die Vermehrung des Trockensubstanzgehaltes beginnt bei den Hühnervögeln sowohl in zeitlicher Hinsicht als auch in Bezug auf den Stand des Gewichtswachstums relativ sehr früh. Eine starke Förderung erfährt sie im letzten Drittel der Embryonal- und am Anfang der Postembryonalperiode, sodass wir auf den Schlüpftag hin ein in dieser Hinsicht weit entwickeltes Gehirn vorfinden. Am Ende der Praejuvenilzeit liegt bereits ein in Trockensubstanz-

gehalt dem reifen Organ entsprechendes, aber mengenmässig noch 2—3 mal kleineres Gehirn vor.

Dem gegenüber erscheint der Differenzierungsbeginn bei den Passerinen stark verzögert. Der Trockensubstanzgehalt beginnt bei ihnen erst nach dem Schlüpfen und auf einem deutlich späteren Stadium des Gewichtswachstums zuzunehmen. Zudem steigt er anfänglich langsamer an als bei den Phasianiden. Erst in der zweiten Hälfte der Praejuvenilzeit, nach Abschluss des Hauptwachstums scheint im Hinblicke auf das Verhalten des Trockensubstanzgehaltes der Differenzierungsprozess grösseren Umfang anzunehmen.

Es bleibt nun die Frage abzuklären, ob der Trockensubstanzgehalt uns über die relative Menge der in einem Hirnteil vorhandenen Markfasern Aufschluss geben kann. Ist dies der Fall, so kann in der Tat die Vermehrung des Trockensubstanzanteils eines Hirnteiles generell als ein Mass seiner Differenzierung betrachtet werden.

Beim Studium unserer Markscheiden-Schnitte stellen wir fest, dass die Oblongata und damit der grösste Anteil des Stammrestes, nicht nur relativ am meisten, sondern auch die mächtigsten Faserelemente aufweist. Es sind die vielen und grosskalibrigen Fasern des zentralen Längsbündels und der verschiedenen Hirnnerven, die sich als überaus mächtige und sehr markreiche Fasersysteme abzeichnen und diesem Hirnteil das eigentliche Gepräge verleihen. Dazu kommt ein dichtes Markfasernetz feinerer Elemente verschiedener anderer Systeme und Bahnen. In den Hemisphären dagegen treffen wir ganz andere Verhältnisse an. Die Markscheiden sind in diesem Hirnteil viel lockerer gelagert. Stärkere Bündel gehen einzig vom Brachium aus. Sie lösen sich aber bereits im Archi- und Paläostriatum auf. Einige weitere Anhäufungen von Myelin auf kleinem Raum finden wir noch in den wenigen Lamellen des Streifenkörpers. Die Fasern selbst sind sehr viel feiner, die gröbsten unter ihnen kaum ein Drittel so stark wie diejenigen der Oblongata. Im Bereiche des Olfactorius und auch im hintern Anteil des Neostriatum ist der Streifenkörper äusserst markarm. Die Corpora bigemina zeigen gewisse Aehnlichkeiten mit dem Stammrest, besonders in Bezug auf die Dichtigkeit des Markfasernetzes. Vom Diencephalon und von der Oblongata verlaufen starke Faserbündel in ihr Inneres, wo sie an der Bildung des mächtig entwickelten Marklagers, das napfförmig über dem Nucl. mesencephalicus late-

ralis liegt, Anteil nehmen. Diese massige Marklamelle lockert sich peripheriewärts immer mehr auf, ähnlich wie dies auch in den Lamellen des Kleinhirns der Fall ist; es entsteht so eine relativ markärmere Zone, die an der Hirnperipherie von der äusserst dichten Lamelle des Tr. opt. marginalis umhüllt wird. Für die Corp. big. ist somit ein recht hoher Lipoidgehalt zu erwarten. Er dürfte demjenigen des Stammrestes nahe kommen, trotzdem die einzelnen Fasern nicht dieselbe Kaliberstärke erreichen. Das Kleinhirn nimmt unter den verschiedenen Hirnteilen in Bezug auf die Faserverteilung eine Sonderstellung ein. Einem mit Markscheiden reich dotierten innern Marklager, das sich in alle Falten hinein erstreckt, schliesst sich eine nach aussen durch die Purkinje'schen Zellen scharf abgegrenzte, relativ markarme Schicht an. Ausserhalb dieser Zellschicht fehlen die Markscheiden meist vollständig, sodass sich eine breite, marklose Rindenschicht abzeichnet.

Vergleichen wir diese histologischen Befunde im Adulthirn mit dem von Sutter (1943) in den verschiedenen Hirnteilen gefundenen Trockensubstanzgehalt, so stellen wir Uebereinstimmung fest. Stammrest und Corpora bigemina zeigen relativ hohen, Kleinhirn und Vorderhirn wesentlich geringeren Trockensubstanzgehalt. Auf die Besonderheit des Kleinhirns in der Verteilung der Markfasern ist bereits hingewiesen worden. Mit seinen überaus starken Faserkalibern (vom gleichen Durchmesser wie im Stammrest) und anderseits mit seiner markfreien Rindenzone nähert es sich mengenmässig den Verhältnissen im Vorderhirn, obschon die beiden Hirnteile so verschieden strukturiert sind.

Wie wir später sehen werden, finden wir nicht nur im Adulthirn zwischen Markscheidenanteil und Trockensubstanzgehalt grosse Uebereinstimmung. Auch der Differenzierungsverlauf in der Ontogenese des Gehirns deckt sich weitgehend mit den von Sutter (1943) auf Grund des Trockensubstanzgehaltes vermuteten Verhältnissen.

Es soll nun versucht werden, an Hand unserer morphologischen Untersuchungen, das Wesen der Differenzierung in der Entwicklung des Vogelhirns und seiner einzelnen Teile schärfer zu fassen als es durch die rein quantitative Analyse möglich war. Die Verschiedenheiten der Hühner- und Sperlingsvögelontogenesen dürften bei der Betrachtung des Differenzierungsvorganges einzelner Fasersysteme besser sichtbar werden, wie am Beispiel von Huhn und Star gezeigt werden soll.

a) *Allgemeines.*

Die Myelinisation beginnt am 11. e-Tag, im hintersten Teil der Oblongata und erfasst nachher die übrigen Hirnabschnitte in caudo-rostraler Richtung in folgender Reihenfolge: Kleinhirn, Mittelhirn (Corp. big.), Zwischen- und Vorderhirn.

Der Stammrest darf gemeinhin als Myelinisationszentrum angesehen werden. Die ersten Markscheiden der andern Hirnteile gehören zu Fasersystemen, die schon vorher im Stammrest myelinisiert wurden und deren Differenzierung in die übrigen Hirnteile hinaus einfach weiter verläuft, sei es von der Oblongata aufwärts ins Kleinhirn und in die Corp. big. oder vom Diencephalon ins Vorderhirn. Auch im Stammrest selbst ist eine caudo-rostrale Differenzierungsrichtung deutlich wahrzunehmen, z. B. im zentralen Längsbündel. Nicht lagegemäss differenzieren sich in dieser Hinsicht die in der Oblongata ihren Ursprung nehmenden Hirnnerven (siehe hierüber Abschnitt A).

Die zuerst auftretenden Markfasern erwiesen sich stets als diejenigen Elemente, welche im Adultzustand die gröbsten Kaliber erreichen. Die von uns untersuchten Fasersysteme mit feinern Elementen, welche meist nicht in direkter Verbindung mit der Oblongata stehen, erhalten ihr Mark später. Im Diencephalon, wo die Myelinisation an Bündeln mit feinen und groben Fasern beobachtet wurde, finden wir eine Anzahl solcher Beispiele. Die dicken Fasern der hintern Kommissur, die im zentralen Längsbündel nach hinten ziehen, werden bei Star und Huhn 6 Tage vor den feinen Elementen einiger epithalamischer Fasersysteme (Taenia thalami und Tr. habenulo-peduncularis) myelinisiert. Dasselbe lässt sich auch im Vorderhirn sehr gut feststellen.

Ein Vergleich des Differenzierungsbeginns mit dem jeweiligen Stand des Gewichtswachstums zeigt uns, dass die ersten Markscheiden in den verschiedenen Hirnteilen auf ganz verschiedenen Wachstumsstadien auftreten können. Siehe Tab. 1.

Im Stammrest erscheinen die ersten Markscheiden auf einem ziemlich frühen Wachstumsstadium. Die ganze Entwicklung des Stammrestes ist charakterisiert durch einen stetigen, lang andauernden Verlauf bei gleichmässigem Absinken von Wachstums- und Myelinisationsgeschwindigkeit. Die Kurvenbilder (Fig. 33—40) über das Wachstum des Faserkalibers des Trochlearis geben uns eine gute Vorstellung über den Myelinisationsprozess im Stammrest.

Tabelle 1.

	Huhn		Star	
	erste Markscheiden	Frischgew. in % des Adultgew.	erste Markscheiden	Frischgew. in % des Adultgew.
Stammrest	11. e-Tag	10	11. e-Tag	14
Corp. big.	15. e-Tag	26	5. pe-Tag	43,5
Kleinhirn	13. e-Tag	5	3. pe-Tag	15
Hemisphären . .	15. e-Tag	13	9. pe-Tag	51

Die Angaben über das Frischgewicht sind den Tabellen IV, X und XI der Arbeit Sutter (1943) entnommen.

Relativ früher als im Stammrest erscheinen die ersten Markscheiden im Kleinhirn. Schon kurz vor und während der grössten Wachstumsintensität ist auch die Myelinisation in den Entwicklungsverlauf eingeschaltet. Wenn das Kleinhirn des Huhns am 4. pe-Tag gewichtsmässig adultähnliche Proportionen erreicht hat, gelangt bereits eine grosse Zahl von Myelinfasern an die Purkinje'sche Zellschicht. Die meisten Fasern dürften um diese Zeit ihren Myelinmantel erhalten haben. Die spätere Markzunahme steht im Zusammenhang mit dem Dickerwerden der Fasern. Die Myelinisation ist im Kleinhirn auf eine viel kürzere Zeitspanne zusammengedrängt als im Stammrest. Nach ungefähr 3 Monaten finden wir in den Grössenverhältnissen der verschiedenen Faserkaliber beim Huhn die endgültigen Werte erreicht (siehe Fig. 39).

In den Corp. big. erscheinen die Markfasern relativ spät. Die Myelinisation verläuft ähnlich wie im Stammrest, stetig und langsam und dürfte nach ungefähr 9 Monaten zum Abschluss gelangen (Sutter 1943).

In den Hemisphären des Huhns setzt die Myelinisation relativ früh ein, fast auf demselben Wachstumsstadium wie beim Stammrest. Myelinisation und Wachstum des Vorderhirns zeigen aber auch eine gewisse Aehnlichkeit mit den Vorgängen im Kleinhirn, gekennzeichnet durch eine, nach relativ kurzer Zeit beendete Gesamtentwicklung.

Bevor wir zum Vergleich der Markbildung bei Huhn und Star übergehen, muss kurz auf einige Unzulänglichkeiten eines solchen Unternehmens hingewiesen werden. Die Schwierigkeiten dieses

Vergleiches sind bedingt durch die ungleichen Körpergrössen von Huhn und Star und deren verschieden lange Brutzeiten. Da es aber möglich ist, die auf ungleiche Entwicklungszeit und verschiedene Körpergrössen zurückzuführenden Abweichungen von der Gruppennorm einigermassen abzuschätzen, dürfte uns jedoch auch die Gegenüberstellung der Hirnentwicklung von Star und Huhn Aufschlüsse von allgemeiner Bedeutung geben. Bei kleinern Formen ist das Gehirn am Schlüpftag relativ grösser, die Embryonal- und Postembryonalzeit kürzer und das Wachstum intensiver als bei grösseren Formen.

b) *Vergleich der Schlüpfstadien.*

Der nach einer zwölf bis dreizehntägigen Brutzeit schlüpfende Star besitzt ein Gehirn mit noch ausgesprochen embryonalen Merkmalen. Die wenigen vorhandenen Markscheiden beschränken sich auf den Stammrest, wo wir sie in den Fasersystemen des zentralen Längsbündels und der Hirnnerven (ausgenommen mesencephalische Trigeminuswurzel) vorfinden. Das Hirn des Huhns dagegen ist auf diesem Entwicklungsstadium schon wohl proportioniert, dem Adulthirn der Form nach sehr ähnlich, wenn auch noch bedeutend kleiner. Auch das Markscheidenbild zeigt einen weit fortgeschrittenen Ausbildungsgrad. Im Stammrest finden wir dieselbe Anordnung der Markfasern wie im Adulthirn, wenn sie auch an Dicke und Zahl hinter diesem noch zurückstehen. In den Corpora bigemina ist nur noch ein verschwindend kleiner Teil marklos; kurze Zeit später sind auch dort die vorher noch fehlenden, wenigen feinen Markfasern gebildet. Am Schlüpftag finden wir viele Markfasern im Chiasma des Opticus, und auch der Tr. opticus marginalis weist viel Myelin auf. Im Kleinhirn reichen die Markfasern in den einzelnen Falten, ausgenommen im Lobus medius, bis zu ihren Endstellen, der Purkinje'schen Zellschicht. Einzig in den Hemisphären ist die Differenzierung noch relativ weit vom Endstadium entfernt. Gut entwickelt sind auch dort die aus dem Diencephalon austretenden Faserzüge des Brachium. Sie bilden im Paläostriatum ein dichtes Fasernetz, das sich in der Lamina medullaris dorsalis zu einer zarten Lamelle verdichtet. Im darüber liegenden Paläostriatum augmentatum und in der Lamina medullaris dorsalis ist die Differenzierung bedeutend weniger weit fortgeschritten. Weiter finden wir Mark im Ectostriatum, in Form eines dürftig ausgebildeten

Netzes. Im Archistriatum steht die Markreifung ungefähr auf derselben Stufe wie im Paläostriatum augmentatum. Der Fächer des Tr. septo-mesencephalicus ist in seinem caudalen Drittel myelinisiert, in seinem übrigen Bereiche aber noch marklos.

In diesem Zusammenhang sei noch auf einen kleinen Unter

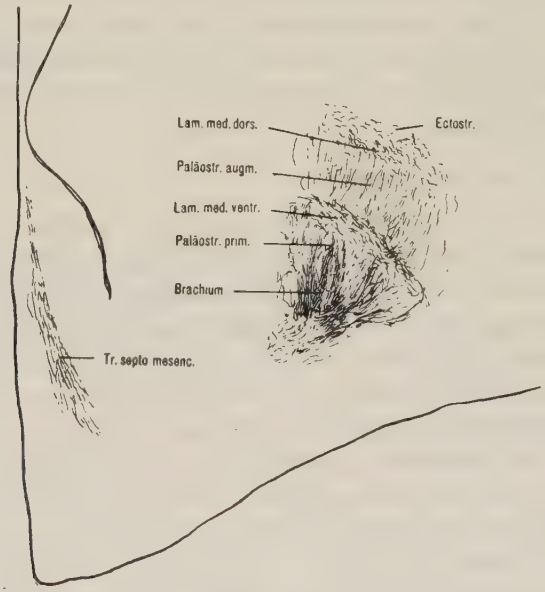


FIG. 25.
Huhn am Schlüpftag (21. e-Tag), Frontalschnitt rechte Hemisphäre. Vergr. 1 : 15.

schied im Differenzierungsgrad bei Huhn und Wachtel am Schlüpftag aufmerksam gemacht. Das am 2.—3. pe-Tag von uns untersuchte Wachtelhirn lässt darauf schliessen, dass die Myelinisation der Hemisphären am Schlüpftag gegenüber dem Huhn ungefähr zwei Tage im Rückstand ist. Anderseits ist die Myelinisation im Stammrest am Schlüpftag etwas weiter gediehen als beim Huhn. Aber nicht nur die Differenzierung, auch das Wachstum der Wachtelhemisphären ist nach den Beobachtungen von SUTTER (1943) am Ende der Embryonalperiode gegenüber den andern Hühnervögeln etwas im Rückstand (Fig. 25 u. 26).

Der Vergleich der Schlüpfstadien von Star und Huhn ist aber nur gerechtfertigt, wenn die Verhältnisse beim Star auch für andere

Sperlingsvögel und beim Huhn auch für andere Hühnervögel Geltung haben; denn es ist uns darum zu tun, die typischen Verhalten der beiden Gruppen herauszuarbeiten. Es wäre nun denkbar, dass der ungleiche, am Schlüpftag erreichte Entwicklungsgrad durch die verschieden lange Brutzeit von 13 Tagen beim Star und 21 Tagen beim Huhn bedingt wäre und somit nicht als grundsätzlicher Unter-

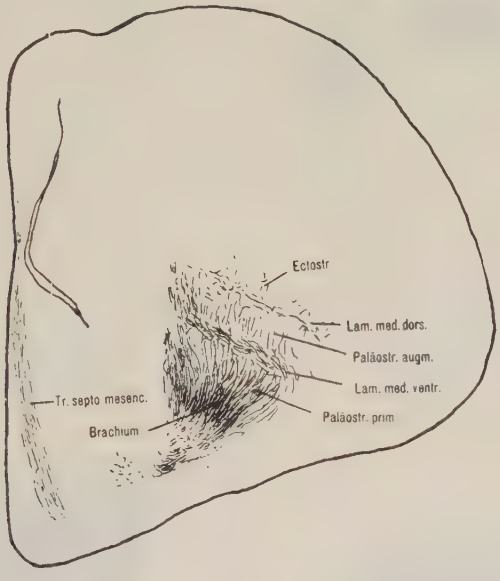


Fig. 26.
Wachtel am 2.-3. pe-Tag. Frontalschnitt rechte Hemisphäre. Vergr. 1 : 15.

schied gewertet werden dürfte. Dass dem nicht so ist, haben bereits Portmann (1942) und Sutter (1943) dargelegt. Auch wir kommen durch Vergleich einiger Formen mit verschieden langer Brutzeit zum gleichen Ergebnis. Für den Vergleich mit dem Star steht uns eine Schnittserie einer 1—2 Tage alten Elster zur Verfügung, für den Vergleich mit dem Huhn eine Schnittserie einer 2—3-tägigen Wachtel. Beide, Wachtel und Elster, schlüpfen nach einer siebzehntägigen Brutzeit, die Elster vier Tage später als der Star, die Wachtel fünf Tage früher als das Huhn. Unbekümmert um die ungleich lange Embryonalzeit schlüpfen Star und Elster einerseits, Wachtel und Huhn anderseits mit einem gleichartig myelinisierten Gehirn (siehe Fig. 27-30). Entscheidend für den

Stand der Markscheidenentwicklung am Schlüpftag von Elster und Star, Wachtel und Huhn.

Frontalschnitte auf der Höhe des Octavus.

Fig. 27.
Elster (17 Bruttage)
am 1.—2.pe-Tag

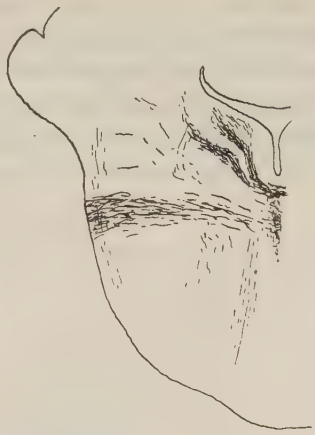


Fig. 28.
Star (13 Bruttage)
am 1.pe-Tag

Fig. 29.
Wachtel (17 Bruttage)
am 2.—3.pe-Tag

Fig. 30.
Huhn (21 Bruttage)
am 1.pe-Tag

Aehnlicher Differenzierungsgrad trotz ungleicher Entwicklungszeit am Schlüpftag bei Wachtel und Huhn einerseits, anderseits bei Star und Elster.

Grosse Verschiedenheit dagegen zwischen Hühnervögeln (Wachtel und Huhn = Nestflüchter) und Sperlingsvögeln (Star und Elster = Nesthocker) am Ende der Embryonalzeit.

Differenzierungsverlauf in der Embryonalperiode ist also die Gruppenzugehörigkeit; die Brutzeit spielt in diesem Falle eine geringere Rolle. Damit sind die Voraussetzungen für einen Vergleich von Huhn und Star gegeben.

c) *Verlauf der Myelinisation.*

Ueber das Auftreten der ersten Markscheiden bei Huhn und Star orientiert Tab. 1. Beim Vergleich der beiden Formen möchten wir die Aufmerksamkeit besonders auf den Umstand lenken, dass beim Star die Myelinisation auf einem wesentlich späteren Stadium des Gewichtswachstums einsetzt als beim Huhn. Bezeichnenderweise kommt diese Erscheinung am auffälligsten im Hemisphärenwachstum zum Ausdruck. Etwas geringer, aber immer noch sehr bedeutend ist die Differenz beim Cerebellum und bei den Corpora bigemina, während der Stammrest bei beiden Formen ungefähr auf demselben Entwicklungsstadium die ersten Markscheiden zu erhalten scheint. Diese Befunde weisen auf einen ausserordentlich charakteristischen Unterschied zwischen dem Entwicklungsmodus der Nestflüchter und der Nesthocker hin. Bei den erstern beginnt die Gewebedifferenzierung frühzeitig und erreicht am Schlüpftag, lange bevor das Organ ausgewachsen ist, einen sehr hohen Stand. Das Nesthockergehirn dagegen bleibt länger auf einem verhältnismässig undifferenzierten Zustand stehen, wächst dabei aber sehr rasch heran, um dann die funktionelle Reife fast gleichzeitig mit dem Abschluss des Gewichtswachstums zu erlangen.

Den Verlauf der Myelinisation bei Huhn und Star zu vergleichen ist mit einigen Schwierigkeiten verknüpft, da es nicht leicht ist, die fortschreitende Ausbildung und Verdichtung der Markfaserung in eindeutig charakterisierte Stufen zu zerlegen. Dies gilt in besonderem Masse für das spätere Wachstum, wenn die unterscheidbaren Faserzüge myelinisiert sind und sich nur noch Kaliber und Faserzahl vom Adultzustand unterscheiden. Allein für die relativ markarmen Hemisphären ist es auch in der spätern Praejuvenilzeit noch möglich die räumliche Weiterentwicklung in der Myelinisierung einzelner Fasersysteme zu verfolgen. Für sie können deshalb bei Star und Huhn einigermassen gleichwertige, wirklich vergleichbare Ausbildungsstufen zeitlich ziemlich genau fixiert werden. Für die übrigen Hirnteile mussten wir uns zur Beurteilung des Myelinisationsgrades vom Gesamteindruck des Markscheidenbildes leiten

lassen. In einigen Fällen war es uns immerhin möglich, auch in diesen Hirnteilen das Erscheinen neuer Markscheiden zu sehen, wodurch die Bestimmung entsprechender Differenzierungsstadien erleichtert wurde.

Ueber den Entwicklungsstand des Gehirns am Schlüpftag und den gewaltigen Unterschied zwischen Nesthocker und Nestflüchter ist bereits ausführlich berichtet worden (Seite 185). Der ganze Differenzierungsprozess, der beim Huhn in die Embryonalperiode fällt, ist beim Star in die Praejuvenilzeit verlegt. Suchen wir beim Star nach dem Zeitpunkt, zu welchem ein dem Schlüpfstadium des Hühnchens entsprechendes Markscheidenbild auftritt, so ergibt sich die eigenartige Tatsache, dass dieses charakteristische Entwicklungsstadium hier in der gleichen Form gar nicht ausgebildet wird.

Tabelle 2.

	Am Schlüpftag aufgebautes Frischgewicht in % des Adultgewichtes		Dem Schlüpftag des Huhns entsprechender Differenzierungsgrad	
	Huhn	Wachtel	beim Star am:	bei einem Frischgewicht in % des Adultwertes von:
Stammrest . . .	27	43,2	9. pe-Tag	72
Corp. big.	32	46,7	11. pe-Tag	82
Kleinhirn	23	37,0	12. pe-Tag[1]	91
Hemisphären . .	20,5	28,0	17.—19. pe-Tag	98

[1] Siehe Fig. 31 und 32.

Die einzelnen Hirnteile erreichen nämlich die dem schlüpfenden Nestflüchterküken vergleichbare Entwicklungsstufe zu verschiedener Zeit und zwar in der Reihenfolge:

Stammrest
Corpora bigemina
Kleinhirn
Hemisphären

Weiterhin zeigt Tab. 2 den bedeutenden Grössenunterschied zwischen den Gehirnen von Huhn und Wachtel einerseits und demjenigen des Stars anderseits, während das Markscheidenbild in

beiden Fällen dasselbe ist. So sind die Hemisphären des Stars, wenn am Ende der Praejuvenilzeit das Differenzierungsstadium des schlüpfenden Huhns verwirklicht ist, beinahe ausgewachsen, nur das Trockengewicht steigt in der Folge noch etwas an. Es scheint, dass die letzte Phase der Myelinisation bei den Nesthockern wesent-

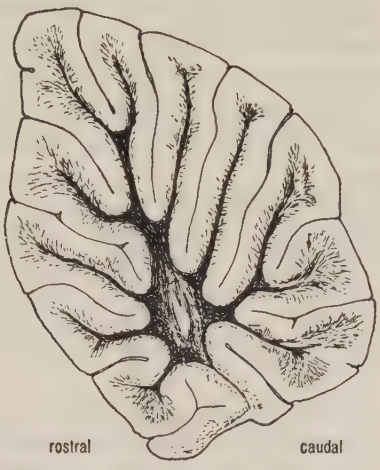


Fig. 31.
Huhn am 21. e-Tag.

Fig. 32.
Star am 12. pe-Tag.

Sagittalschnitt durch Kleinhirn. Vergr. 1 : 8.
Der Myelinisationsgrad im Kleinhirn des schlüpfenden Huhnes ist beim Star am 12. pe-Tag erreicht.

lich rascher verläuft als bei den Nestflüchtern, wohl im Zusammenhang damit, dass bei den letzteren das Gehirn noch wächst, bei den ersteren aber fast oder ganz ausgewachsen ist. Besonders deutlich zeigen das die Hemisphären des Stars: 4—5 Wochen nach dem Ausfliegen (50. pe-Tag) unterscheiden sich die Schnitte kaum mehr von den adulten Hemisphären; sicher ist die überwiegende Mehrzahl der Markfasern voll ausgebildet. Beim Huhn dagegen dürfte die Myelinisation erst um den 100.—130. pe-Tag den gleichen Stand erreicht haben.

G. KALIBERMESSUNGEN VON MARKFASERN

Wie wir gesehen haben, war es uns nur solange möglich, die Markscheidenbildung differenziert zu beobachten bis ihre räumliche Entwicklung mehr oder weniger abgeschlossen erscheint. Wohl können wir auch nachher noch eine zahlenmässige Vermehrung, verbunden mit einem Dickerwerden der Markfasern feststellen; vergleichbare Werte sind aber auf diesem Wege nicht mehr zu erhalten.

Aus diesem Grunde suchten wir nach einer Methode, die das Wachstum bis zu seinem Abschluss möglichst genau erfasst. Das Messen der Kaliber von Markfasern auf verschiedenen Entwicklungsstufen verschaffte uns den erwünschten Einblick in die Weiterentwicklung bestimmter, von uns ausgewählter Faserzüge. Wir beschränkten uns dabei auf besonders markante Nervenbündel, die auf den vorhandenen Schnittserien günstige Bilder quer getroffener Fasern lieferten.

Bei den Messungen gingen wir so vor, dass wir die gewünschte Stelle des Schnittbildes durch ein Prisma auf ein Papier projizierten und mit Tusche die verschiedenen Faserquerschnitte an ihrem Aussenrande nachzeichneten. Mit einem Objektmikrometer stellten wir die dabei gewonnene Vergrösserung fest, massen mit einer Schublehre auf $^1/_{10}$ mm genau die verschiedenen Querschnitte und rechneten die erhaltenen Werte in μ um. Zufolge der dicken Schnitte (30—35 μ) war es nicht immer leicht, scharfe Umrisse der Markscheidenfasern zu erzielen. Recht oft trübten auch länglich getroffene Fasern das Schnittbild.

Nicht gemessen wurden Querschnitte, die auf die blasenartigen, trichterförmig erscheinenden Anschwellungen kleiner Fasern fielen. Diese Bläschen stellten wir bei fast allen Fasersystemen an dünnen Elementen fest und zwar bei allen Entwicklungsstadien, auch bei adulten Staren und Hühnern. Oft zeigen sie sich an einer Faser in dichter Folge, wodurch die Faser perlschnurartiges Aussehen bekommt.

Solche quer getroffenen Blasen sind auch auf Querschnitten mit einiger Uebung gut zu erkennen. Sie sind blasser gefärbt und zeigen auf den verhältnismässig dicken Schnitten von 30—35 μ beim Verschieben des Tubus deutliche Trichterform, sodass die Möglichkeit einer Verwechslung mit eigentlichen Faserquerschnitten bei unsern Messungen verschwindend klein ist [1].

[1] Was die Bedeutung dieser Bläschen im Myelinisationsprozess anbetrifft, sei auf die Untersuchungen an jungen Katzen von Otuka (1941) verwiesen. Otuka glaubt, dass es sich dabei um Prämyelin handle, das scheinbar eine

Wir beschränkten unsere Messungen auf Fasersysteme im Stammrest und im Kleinhirn, da in den andern Hirnteilen sich bei Star und Huhn keine vergleichbaren Querschnittsbilder dazu eigneten. Zudem sind in den vordern Hirnteilen die Faserkaliber wesentlich dünner, was die Messungen erschwert hätte, ohne sehr aufschlussreiche Kurvenbilder zu ergeben.

Im ganzen zeichneten und massen wir rund 10.000 Faserkaliber. Je nach Anzahl der vorhandenen Markfasern, die mit zunehmendem Entwicklungsalter fortwährend grösser wird, wurden für frühere Stadien 150—300, für spätere 300—600 Kaliber gemessen. Um vergleichbare Werte zu erhalten, errechneten wir für die verschiedenen Grössenklassen (2—13 μ, meist in Intervallen von 0,4 μ) den Prozentanteil der auf einem Entwicklungsstadium berücksichtigten Gesamtfaserzahl. Die Ergebnisse sind auf den Abbildungen in Kurvenform wiedergegeben.

An Hand dieser Kurvenbilder stellen wir vorerst einmal fest, dass die Kaliber der ausgewachsenen Fasern beim Star etwas feiner sind als beim Huhn. Der Unterschied ist im Vergleich zu demjenigen des Körpergewichtes dieser beiden ungleich grossen Vögel recht gering. Auch bei verschieden grossen Säugern (Ratte, Katze, Rind) wurden von Duncan (1934) ähnliche Verhältnisse gefunden. Bedeutend ist der Unterschied im Faserdurchmesser bei der hintern Kommissur. Die stärksten Fasern dieses Bündels sind beim Huhn mit 11,6 μ fast doppelt so dick wie beim Star, wo sie 6,4 μ messen. Beim Trochlearis und beim Fasc. long. centr. und auch im Kleinhirn beträgt die Differenz im erwachsenen Zustand dagegen nur etwa 2 μ, was ungefähr einem Fünftel des Faserkalibers gleichkommt. Der Anteil der mittelstarken Fasern an der gesamten Faserzahl eines Bündels ist bei Huhn und Star ungefähr gleich gross. So treffen wir beim Huhn rund 30%, beim Star 37% aller Fasern innerhalb einem Durchmesser von 6—6,8 μ. Die dicksten Fasern des Trochlearis messen beim Huhn 12,4 μ, beim Star 10 μ. Aehnliche Proportionen finden wir auch im Fasc. long. centr. Bei der hintern Kommissur sind auch die mitteldicken Faserkaliber beim Star ziemlich viel, d. h. 1 μ kleiner als beim Huhn.

Uebergangsform zwischen den in Auflösung begriffenen Schwann'schen Kernen und dem eigentlichen Mark bilde. Er findet in diesen Bläschen mitunter kleine Kerne mit Kernkörperchen eingebettet und vermutet, dass sie sich auf Kosten der Myelinsubstanz auflösen. Demnach würde die Markscheidenbildung weitgehend von der Schwann'schen Zelle ausgehen. Wir können in diesem Zusammenhang auf diese Untersuchungsergebnisse nicht weiter eintreten, möchten aber auf den Umstand hinweisen, dass Bläschen an feinen Fasern auch im Adultzustand vorgefunden wurden und zwar beim Star wie beim Huhn.

Fasc. long. centr.

Von Frontalschnitten aus Oblongata, knapp caudal des *N. octavus.*

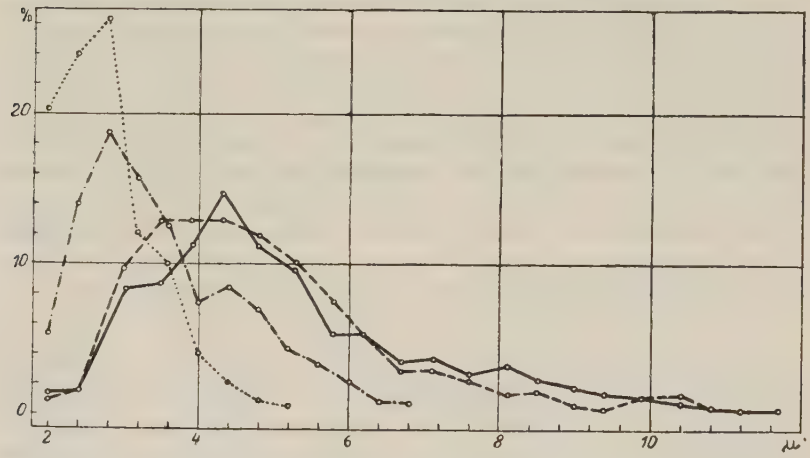


Fig. 33.

Huhn: ..... 21. e-Tag, -·-·-·- 10. pe-Tag, – – – – –, 133. pe-Tag, ———— adult.

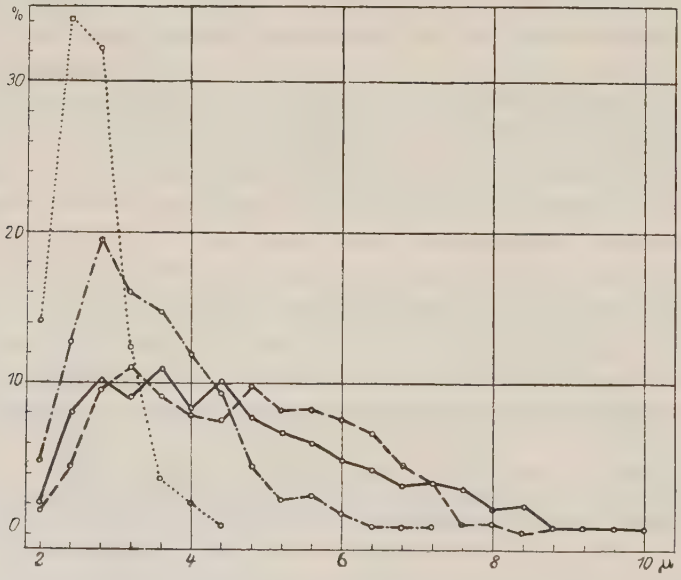


Fig. 34.

Star: ..... 7. pe-Tag, -·-·-·- 21. pe-Tag, – – – – – 70. pe-Tag, —— – – – adult.

N. trochlearis.

Quer getroffen auf seitlichen Sagittalschnitten, wo er als kompaktes Bündel zwischen Oblongata und Kleinhirn liegt.

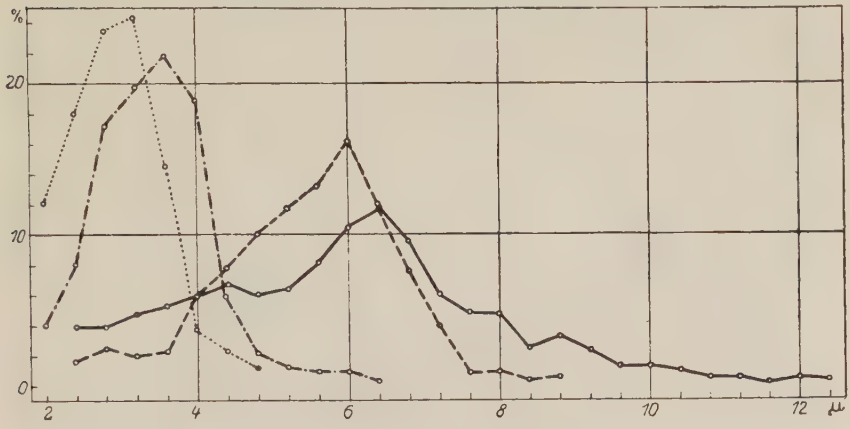


Fig. 35.

Huhn: ..... 21. e-Tag, -·-·-·- 10. pe-Tag, – – – – 102. pe-Tag, ———— adult.

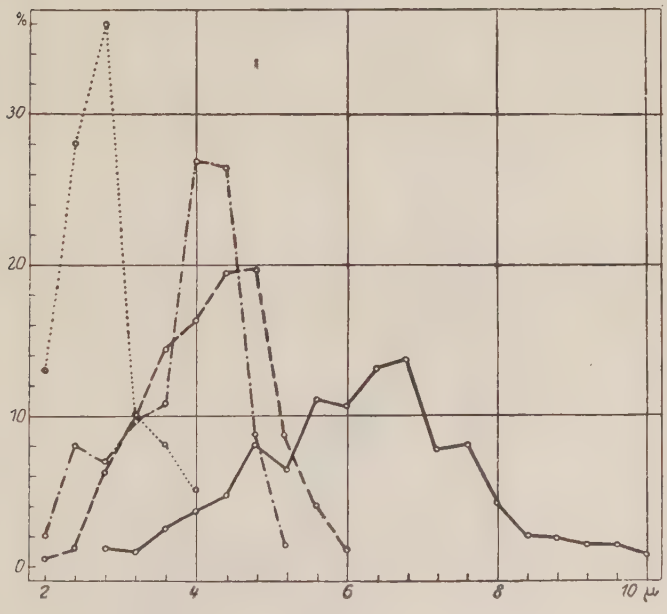


Fig. 36.

Star: ..... 13. pe-Tag, -·-·-·- 20. pe-Tag, – – – – 41. pe-Tag, ———— adult.

Commissura post.

Quer getroffen auf leicht seitlichen Sagittalschnitten, ventro-caudalster Abschnitt mit gröbsten Faserkalibern.

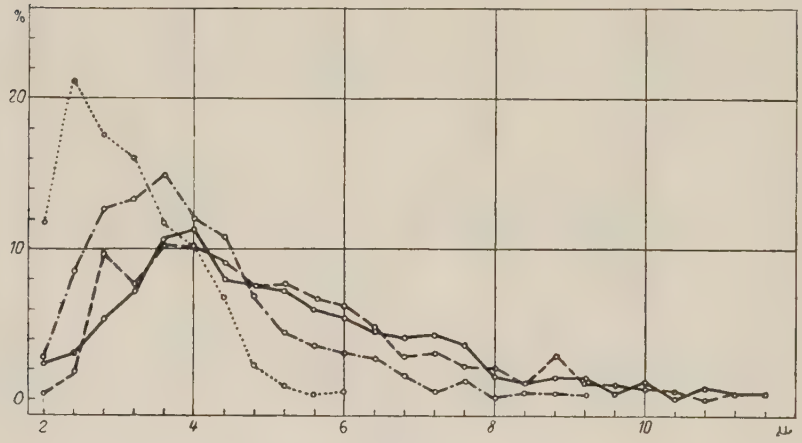


Fig. 37.

Huhn: ..... 20. pe-Tag, ·–·–·– 30. pe-Tag, – – – – 100. pe-Tag, ———— adult.

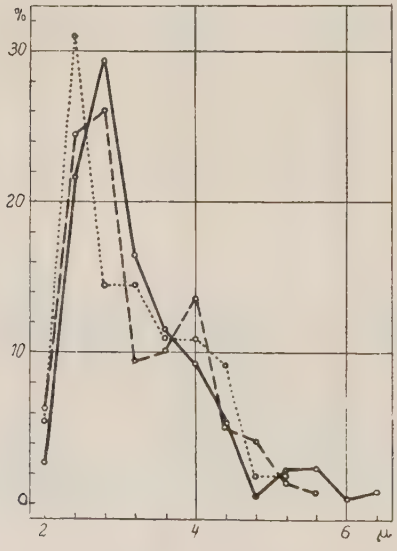


Fig. 38.

Star: ..... 25. pe-Tag, – – – – 41. pe-Tag, ———— adult

Kleinhirn.

Auf Sagittalschnitten quer getroffenes Faserfeld, ventro-rostral des Kleinhirnkörpers (zum grössten Teil Elemente des *Tr. spino-cerebellaris*).

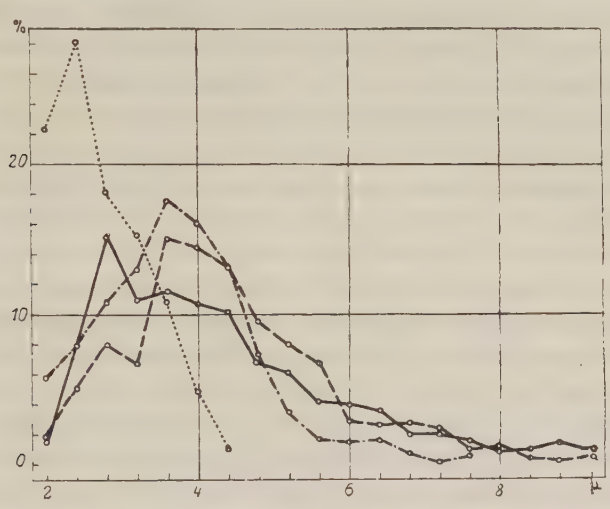


Fig. 39.

Huhn: ..... 10. pe-Tag, –·–·–·– 30. pe-Tag, – – – – 100. pe-Tag, ———— adult.

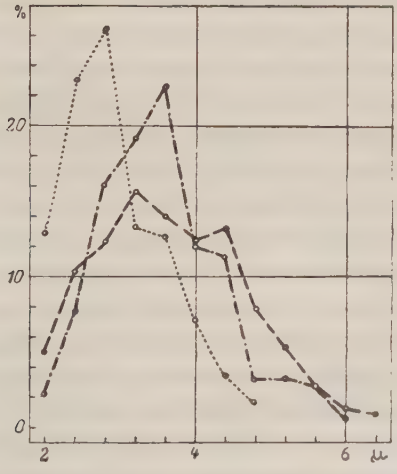


Fig. 40.

Star: ..... 20. pe-Tag, –·–·–·– 25. pe-Tag, – – – – 40. pe-Tag.

Bei der Betrachtung der Kaliberzunahme während des Wachstums fällt uns vor allem die gleichmässige Entwicklungsweise des Trochlearis auf. Wachstum und Differenzierung seiner Faserelemente dehnen sich über eine grosse Zeitspanne aus. Relativ langsam bewegt sich der Kurvengipfel gegen den Adultwert hin. Einige Stichproben bei andern, in der Oblongata liegenden Hirnnerven zeigen, dass sich ihre Entwicklung ähnlich wie beim Trochlearis vollzieht. Die langsame, lang andauernde Zunahme der Trockengewichtssubstanz wie sie von SUTTER (1943) für den Stammrest festgestellt wurde, dürfte zu einem grossen Teil als Ausdruck dieser charakteristischen Entwicklungsweise der Hirnnerven gewertet werden. Mit ihren sehr starken Faserbündeln nehmen sie in diesem Hirnteil in quantitativer Hinsicht eine dominierende Stellung ein.

Vergleichen wir die Wachstums-Verhältnisse bei Huhn und Star, stellen wir grosse Uebereinstimmung fest, was eine relativ gleichartige Entwicklungsweise der Trockengewichtssubstanz im Stammrest zur Folge hat. Die ersten Markscheiden des Trochlearis erscheinen bei Huhn und Star am 13. e-Tag. Beim Huhn finden wir am 21. e-Tag ungefähr denselben Ausbildungsgrad verwirklicht wie am 25. E-Tag beim Star. Wiederum ein ähnliches Kurvenbild erhalten wir zwischen dem 31. und 32. E-Tag dieser beiden Vögel. Nach dem 41. pe-Tag beim Star und dem 102. pe-Tag beim Huhn dürfte bei stetiger Verlangsamung der Entwicklung nach einigen Monaten der Endwert erreicht werden.

In der untern Kommissur (hauptsächlich Tr. spino-cerebellaris) des Kleinhirns verlaufen Myelinisation und Wachstum der Fasern viel schneller als im Trochlearis, was im Einklang mit den Wachstumsuntersuchungen von SUTTER (1943) steht. Beim Star scheint der Endwert in etwas kürzerer Entwicklungszeit erreicht zu sein. Die Kurven vom 25. pe-Tag und vom 40. pe-Tag zeigen einen schon weitgehend ähnlichen Wert in der Verteilung der verschiedenen Grössenverhältnisse der Faserkaliber. Der Endwert dürfte nicht weit vom 40. pe-Stadium entfernt liegen. (Fasermessungen vom adulten Kleinhirn fehlen beim Star.) Aehnliche Verhältnisse finden wir in der untern Kommissur des Hühner-Kleinhirns, wo am 30. pe-Tag die Endwerte der Faserkaliber erreicht sind.

Der Fasc. long. centr. nimmt in seiner Entwicklung eine Mittelstellung ein zwischen Hirnnerven und Kleinhirn. Der Grund hiefür dürfte in der verschiedenwertigen Zusammensetzung seiner Faser-

elemente liegen. Er nimmt Fasern der motorischen Kernsäule aller Hirnnerven (Elemente mit einer stetigen, langsamen Entwicklung), ferner Elemente aus dem Kleinhirn und dem Diencephalon auf (Elemente mit anfänglich beschleunigtem Wachstum und relativ frühem Abschluss). Für unsere Messungen benutzten wir Schnitte, die etwas caudal des VIII. Hirnnerven liegen, wo also alle diese verschiedenartigen Elemente getroffen wurden. Die auf diesem Schnittpunkt im zentralen Längsbündel vorhandenen, verschiedenartigen Fasersysteme bedingen eine Mehrgipfligkeit der Kurve, wie es beim erwachsenen Star besonders deutlich in Erscheinung tritt.

Im Fasc. long. centr. verlaufen bei Star und Huhn Myelinisation und Kaliberwachstum zeitlich recht ähnlich, beim Star um ein weniges schneller. Am 31.—32. E-Tag zeigen die beiden Kurven (–·–·–·) ein ähnliches Bild. Immerhin ist der Star im Hinblick auf den Endzustand etwas im Vorsprung. Seine dicksten Fasern haben mehr als $^2/_3$ des Adultwertes erreicht. Beim Huhn finden wir dagegen erst knapp $^3/_5$ dieses Wertes. Das weitere Dickenwachstum der einzelnen Elemente ist beim Star am 70. pe-Tag nahezu abgeschlossen, beim Huhn dagegen erst um den 130. pe-Tag. Demzufolge dürfte das Wachstum nach dem 31. E-Tag beim Star bedeutend rascher verlaufen als beim Huhn.

Aehnlich wie das zentrale Längsbündel setzt sich auch die hintere Kommissur aus recht verschiedenwertigen Fasersystemen zusammen. Unsere Messungen beschränken sich zum grössten Teil auf die ventrale Partie, also in der Hauptsache auf Fasern, die mit dem zentralen Längsbündel in Verbindung stehen. Aus diesem Grunde ist es nicht verwunderlich, wenn die Messungen zu ähnlichen Ergebnissen führen wie für das Längsbündel. Immerhin stellen wir gegenüber dem Fasc. long. centr. ein merklich rascheres Wachstum fest. Am 30. pe-Tag sind beim Huhn und am 25. pe-Tag beim Star adultähnliche Entwicklungsstadien erreicht. Beim Star verlaufen Myelinisations- und Wachstumsprozess der Kommissurenfasern bedeutend schneller als beim Huhn. Beim Huhn ist der Endzustand um den 100. pe-Tag, beim Star aber schon kurz nach dem 41. pe-Tag verwirklicht. Wir haben schon bei der Betrachtung des Myelinisationsbeginnes wiederholt festgestellt, dass das Diencephalon als Uebergang zum Vorderhirn eine Mittelstellung zwischen Hemisphären und Stammrest einnimmt. Diese Erscheinung wird durch

die Ergebnisse der Kalibermessungen innerhalb der hintern Kommissur bestätigt. Sie ist charakterisiert durch den etwas später als im Stammrest, aber doch früher als im Vorderhirn, beginnenden Differenzierungsprozess einerseits und anderseits durch beim Star relativ merklich rascher verlaufende Markscheidenbildung und Kaliberwachstum als beim Huhn. In dieser Beziehung liegen ähnliche Verhältnisse vor wie in den Hemisphären, wenngleich im Diencephalon noch nicht die im Vorderhirn vorgefundenen grossen zeitlichen Verschiedenheiten zwischen Huhn und Star auftreten.

H. AUF DIE MARKSCHEIDENBILDUNG EINWIRKENDE FAKTOREN

In diesem letzten Abschnitt unserer Arbeit nehmen wir Stellung zu den verschiedenen, in der umfangreichen Literatur vertretenen Auffassungen über phylogenetische, morphologische und physiologische Probleme, die die Markscheidenbildung stellt. Wie wir schon früher erwähnten, ist weder die Beschaffung noch die Verarbeitung unseres Materials im Hinblick auf diese Fragestellung hin unternommen worden. Wir müssen uns deshalb damit begnügen, auf einige Ergebnisse unserer Untersuchungen in diesem Zusammenhang bloss hinweisen zu können.

Wir vermuten sehr, im Vogel gerade für derartige Untersuchungen ein günstiges Objekt gefunden zu haben. Die verschiedenartigen Entwicklungszustände beim Schlüpfen von Nesthocker und Nestflüchter und die damit im Zusammenhang stehende Verhaltensweise kann uns vielleicht Aufschluss geben über Funktionseintritt und Markscheidenbildung bestimmter Fasersysteme. Da der Nesthocker auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium schlüpft, besitzen wir die Möglichkeit, mit der Bildung der ersten Markscheiden auch die volle Entfaltung seiner Verhaltensweise zu beobachten. So können wir feststellen, ob Veränderungen im Benehmen des Jungvogels eventuell im Zusammenhang stehen mit dem Uebergreifen des Myelinisationsprozesses auf weitere Fasersysteme.

In einer sehr ausführlichen Beschreibung markhaltiger Fasersysteme im Gehirn von Anuren und Urodelen nimmt Kreht (1940) Stellung zu den myelogenetischen Gesetzen, die Flechsig auf

Grund seiner mehrere Jahrzehnte dauernden Untersuchungen am menschlichen Gehirn aufgestellt hat. Da sie das zentrale Problem der Markscheidenbildung im Zusammenhang mit der Funktionstüchtigkeit der erregungsleitenden Nervenfasern betreffen, sollen sie hier, wie sie KREHT (1940) aufführt, wiedergegeben werden:

1. Gleichwertige, d. h. in gleicher Weise eingeschaltete Nervenfasern, erhalten ihr Mark annähernd gleichzeitig, verschiedenwertige Systeme in gesetzmässiger Reihenfolge, unter Einhaltung bestimmter Altersstufen.
2. Die Bildung der Markscheiden wiederholt zeitlich ganz allgemein die erste Anlage der Achsenfasern durch die Neuroblasten (FLECHSIG, HIS).
3. Die Myelogenese wiederholt auch die phylogenetische Entwicklungsreihe des gesamten Nervensystems entsprechend dem biogenetischen Grundgesetz HAECKEL's.

Kreht (1940) erwähnt weiter, dass diesen Gesetzen grösste Zustimmung und ebenso schärfste Ablehnung entgegengebracht wurde. So glaubt z. B. VOGT (zit. n. KREHT), dass zwischen Markscheidenreifung und Funktionseintritt kein Zusammenhang bestehe, dass einzig und allein ihre Dicke für ein frühes oder spätes Erscheinen ausschlaggebend sei. MONAKOW (zit. n. KREHT) glaubt, einen Zusammenhang zwischen Gefäss- und Markscheidenentwicklung annehmen zu können. Kreht lehnt auf Grund eigener Beobachtungen, die von FLECHSIG aufgestellten Gesetze als für die Amphibien nicht zutreffend, ab. Ebenso glaubt er, dass weder MONAKOW noch VOGT mit den von ihnen vertretenen Auffassungen das Richtige treffen. KREHT selbst kommt zu folgenden Ueberlegungen, die wir z. T. wörtlich wiedergeben:

1. Die Myelinisation der Fasersysteme ist bei den Amphibien vorwiegend abhängig von ihrer Lage im Zentralnervensystem, d. h. von der allgemeinen Entwicklung des betreffenden Hirnabschnittes.
2. Bei der Myelinisation homologer Systeme spielt ihr Umfang eine gewisse Rolle.
3. Zusammenhänge zwischen der Phylogenie und Myelogenie sind für einzelne Systeme wahrscheinlich (z. B. frühzeitige Myelinisation des Fasc. long. dorsalis (= centralis).

SZENTÁGOTHAI-SCHIMERT (1941) bringt das zeitliche Erscheinen der Markscheiden in einen sehr engen Zusammenhang mit der Faserdicke und in geringerem Masse auch mit der Faserlänge. Auf Grund seiner Kalibermessungen im menschlichen Gehirn kommt er zum Schluss, dass die Myelinisation eines Fasersystems umso früher eintritt, je dicker und je länger die Fasern sind. Daneben stellt er auch einen gewissen Einfluss der Phylogenie fest, indem phylogenetisch jüngere Systeme später ihr

Mark erhalten als ältere. Er findet, dass zudem der Zeitpunkt der Markscheidenbildung mit dem Beginn der Funktion in irgend einer Beziehung steht.

Duncan (1934) macht das Vorhandensein von Markfasern im Adulthirn ausschliesslich von der Dicke der Axone abhängig. Er stellt fest, dass beim Säuger, unabhängig von seiner Körpergrösse, alle Fasern unter 1 μ Dicke immer marklos, dagegen alle Fasern über 2 μ Dicke immer markhaltig sind. Er weist in diesem Zusammenhang auf die Verzögerung der Markscheidenbildung im Nervus opticus hin, die nach seiner Ansicht eine Folge der Faserkleinheit ist. Seine Elemente erreichen knapp die Myelinisationsgrenze; eine grosse Anzahl wird nie myelinisiert. Wie Duncan (1934) angibt, haben auch andere Autoren (Hinsey 1927, Hines 1931, Strong und Speidel 1932) dieselben Feststellungen gemacht.

Diese wenigen Hinweise auf die Komplexität des Problems sollen genügen. Im übrigen verweisen wir auf das sehr umfangreiche Literaturverzeichnis, das Krehl (1940) seiner Arbeit beifügt. Noch eine Fülle von Material muss gesammelt und verarbeitet werden, bis wir der Lösung dieser Frage näher kommen.

Wenn das zweite Gesetz von Flechsig für die Verhältnisse beim Vogel seine Gültigkeit haben soll, so muss auch bei ihm die Markscheidenbildung zeitlich parallel mit der Entstehung der ersten Nervenfasern durch die Neuroblasten verlaufen. Bok (1915) hat uns mit seinen Untersuchungen am Huhn über die embryonale Bildung des Nervensystems die Möglichkeit verschafft, Vergleiche zwischen dieser ersten Bildungsweise und der von uns ermittelten Markreifung anzustellen. Wir wollen uns dabei auf wenige Beispiele aus dem System der Hirnnerven beschränken.

Bok (1915) gliedert die Hirnnerven in eine viscero-motorische, bzw. sensible und eine somato-motorische Gruppe. Die erste Gruppe setzt sich aus dem IV., V., VII., VIII., IX., X. und XI., die zweite aus dem III., VI., und dem XII. Hirnnerven zusammen. Die somato-motorische Gruppe tritt medio-ventral, die viscero-motorische dagegen latero-dorsal aus dem Stammrest aus. Auch in der Anlage der Nervenfasern verhalten sie sich verschieden, indem bei der somato-motorischen Gruppe die ersten Neuriten nach 3, bei der viscero-motorischen bereits nach 2 Bebrütungstagen gebildet werden. Bei beiden Gruppen beginnt die Entwicklung vorn im Stammrest und schreitet caudalwärts weiter. Am 4. Bebrütungstag finden wir sie überall bis zum Wurzelaustritt. Bok (1915) spricht von Entwicklungswellen, die das Neuralrohr rostro-caudalwärts durchlaufen. Von dieser Entwicklungswelle wird auch der Fasc. long. centr. betroffen, der von Bok (1915) als das älteste Faserbündel bezeichnet wird. Seine Neuriten entstehen als erste im Gehirn, knapp bevor auch diejenigen der Hirnnerven auswachsen.

Bevor wir auf den Vergleich mit der Markscheidenbildung eintreten können, muss nochmals darauf hingewiesen werden, dass Bok (1915)

den Trochlearis zur branchialen Gruppe zählt. Er passt gut in deren Entwicklungswelle hinein und entfernt sich weit von der somatischen Gruppe, da seine Neuriten ungefähr 20 Stunden früher entstehen als beim Oculomotorius. Auch seine Ganglienzellen sollen sich in der Frühzeit deutlich von denjenigen des Oculomotorius unterscheiden. Als vorderster Nerv der visceralen und damit der älteren Gruppe, wird der Trochlearis von Bok (1915) als der altertümlichste Hirnnerv bezeichnet. Er nimmt also unter den Augenmuskelnerven eine Sonderstellung ein.

Wie verhält es sich nun mit der Markscheidenbildung bei den verschiedenen Hirnnerven ? Wir stellen fest, dass weder die beiden Gruppen, noch die einzelnen Hirnnerven in der gleichen Reihenfolge mit Markscheiden versehen werden, wie sie oben nach der Beschreibung von Bok (1915) als erste Neuritenanlage gebildet wurden.

Die ersten Markfasern im Stammrest entstehen im caudalen Teil des Fasc. long. centr. Sie dehnen sich von da rostralwärts aus, also entgegengesetzt der von Bok (1915) festgestellten Entwicklungs-Richtung des Neuritenwachstums. Der Trochlearis, der nach dem Gesetz von Flechsig auf Grund der Feststellungen von Bok (1915) als erster Hirnnerv Markscheiden erhalten sollte, bekommt sie als zweitletzter, erst 2 Tage später als der Oculomotorius. Auch gegenüber dem Abducens ist er in der Markbildung wenigstens um einen Tag im Rückstand. Beim Hypoglossus, dessen Neurite als letzte auswachsen, finden wir gleichzeitig mit dem Facialis und dem motorischen Trigeminus-Anteil das erste Myelin. Nur beim Vagus zeigt sich eine zeitliche Parallelität in der Bildung der Neuriten und der Markscheiden. Als letzter Hirnnerv bildet er seine Neuriten und als letzter wird er auch markreif. Als erster Hirnnerv erhält der Octavus im Vestibularis und im Cochlearis gleichzeitig kurz nach dem Fasc. long. centr. sein Mark. Seine Neurite aber werden nach Bok (1915) erst nach denjenigen des Trochlearis gebildet.

Bereits aus diesen wenigen Beispielen geht eindeutig hervor, dass das 2. Gesetz von Flechsig für die Myelinisation im Vogelhirn keine Anwendung finden kann. Auch Kreht (1940) musste es für die Amphibien aus denselben Gründen ablehnen.

Ebensowenig finden wir das erste Gesetz von Flechsic beim Vogel bestätigt. Das am 21. e-Tag schlüpfende Küken hat ungefähr die gleichgrossen Anforderungen an sein Gehör wie an sein Sehvermögen zu stellen. Trotzdem erhalten die beiden hiefür verant-

wortlichen Nervensysteme nicht gleichzeitig ihr erstes Mark. Wie wir soeben erwähnten, bekommt es der Octavus schon sehr früh, d. h. am 11. e-Tag, der Opticus dagegen erst am 15. e-Tag, beim Star sogar erst am 8. pe-Tag. Daraus ergibt sich ein zeitlicher Unterschied von 4 Tagen beim Huhn und von 10 Tagen beim Star. Auch bei der Gruppe der Augenmuskelnerven werden die ersten Fasern zu verschiedenen Entwicklungszeiten markreif, beim Oculomotorius am 11. e-Tag, beim Abducens am 12. e-Tag und beim Trochlearis am 13. e-Tag. Trotz dieser Verschiedenheit dürften alle drei zur selben Zeit in den Funktionskreis eingeschaltet werden. Ferner liegen beim Star 8—10,beim Huhn 2—4 Tage zwischen dem Erscheinen der ersten Markscheiden in den Augenmuskelnerven und dem Sehnerv. Auch Kreht (1940) fand bei Anuren und Urodelen ebenfalls eine frühe Myelinisation des Oculomotorius und eine späte bei Opticus und Trochlearis, trotzdem man eine annähernde Gleichförmigkeit in der Ausbildung nach dem ersten myelogenetischen Grundgesetz von Flechsig erwarten dürfte.

Schwieriger ist die Frage zu beantworten, ob und wieweit die Markreifung mit der Phylogenie, entsprechend dem 3. myelogen. Gesetz, im Zusammenhang stehe. Auch hier kommen wir zu ähnlichen Ergebnissen wie Kreht (1940). Wie bei den Anuren und Urodelen ist der bei den Fischen und wie wir gesehen haben auch bei den Vögeln mit verhältnismässig starken Fasern ausgestattete, altertümliche Fasc. long. centr. sehr frühzeitig mit Markscheiden versehen. Demgegenüber steht die späte Ausbildung von Myelin im Vorderhirn, das phylogenetisch als der jüngste Hirnteil angesehen werden muss. Nach Kreht (1940) setzt die Myelinisation bei den Amphibien im caudalen Teil des Hirns, im Myelencephalon ein und schreitet rostralwärts, unbekümmert um die Erregungsleitung. Sehr schön konnten wir dies im Fasc. long. centr. beobachten, wie auch im Tr. tegmento-cerebellaris und vor allem auch im Vorderhirn des Vogels, wo die Myelinisation im Brachium beginnt und von einem Striatumteil zum andern in rostraler Richtung sich weiter ausdehnt. Einzig der Tr. strio-cerebellaris scheint vom Brachium aus gegen das Kleinhirn hin myelinisiert zu werden. Im grossen und ganzen finden wir also in der Myelinisation bei Amphibien und bei Vögeln grundsätzlich dieselben Vorgänge.

Kreht (1940) stellte ferner fest, dass die Myelogenie der Hirnnerven der Anuren weitgehend der der Fische entspricht. Das

Lateralissystem des Octavus und der Octavus selbst stehen an erster Stelle. Als weitere früh markhaltige Hirnnerven bezeichnet er für diese Tiere den Trigeminus, den Oculomotorius und Abducens, während Opticus und Trochlearis spät ihr Mark erhalten. Dasselbe gilt auch für das Huhn. Diese grosse Uebereinstimmung in der zeitlichen Folge der Markbildung bei den verschiedenen Hirnnerven und dem zentralen Längsbündel dürfte ein weiterer Grund zur Annahme eines Zusammenhanges zwischen Phylogenie und Markreifung sein.

Wir stellen zu wiederholten Malen an Hand verschiedener Messungen und blosser mikroskopischer Vergleiche an Faserzügen aller Hirnteile übereinstimmend fest, dass die im endgültigen Zustand stärksten Fasern zuerst ihr Mark erhalten. Ob dabei auch noch die Faserlänge eine gewisse Rolle spielt, wie Szentágothai-Schimert (1941) annimmt, können wir nicht beurteilen. Dagegen stellen wir fest, dass im zentralen Längsbündel und in den Hirnnerven die stärksten Fasern gefunden wurden und dass bei ihnen auch die ersten Markscheiden im Stammrest erscheinen. Im Anschlusse an das Octavussystem erhält auch das Kleinhirn schon sehr früh seine ersten Markfasern. Dabei ist aber das Kleinhirn in Bezug auf Gestaltung und Wachstum dem Mittelhirn gegenüber in der Entwicklung weit zurück. Trotzdem werden die Fasern im Mittelhirn erst einige Tage später als im Kleinhirn markreif. Vergleichen wir die Faserkaliber dieser beiden Hirnteile miteinander, so stellen wir fest, dass sie im Kleinhirn bedeutend stärker sind als im Mittelhirn. Im Vorderhirn machten wir dieselben Feststellungen, ohne Messungen vorgenommen zu haben. Auch dort erhalten die dicksten Fasern zuerst ihr Mark. Als Beispiel nennen wir den Tr. septo-mesencephalicus. Ferner sehen wir im Streifenkörper die Myelinisation sich rostralwärts ausdehnen. Sie beginnt im Brachium und Paläostratum primitivum, wo wir auch die stärksten Kaliber finden, greift dann auf die übrigen Striatumteile über. Damit verbunden ist das stetige Dünnerwerden der Kaliber. Es besteht also möglicherweise ein Zusammenhang zwischen Phylogenie und Faserdicke einerseits und Faserdicke und zeitlicher Reihenfolge der Myelinisation anderseits.

Wieweit die Funktion die Markscheidenbildung zu beeinflussen vermag, soll uns der Vergleich zwischen dem auf frühem Stadium schlüpfenden Nesthocker mit dem später schlüpfenden Nest-

flüchter zeigen. Neben Uebereinstimmungen im zeitlichen Auftreten von Markscheiden im System der Hirnnerven von Huhn und Star stossen wir auch auf einige bedeutsame Unterschiede. So werden z. B. die ersten Myelinelemente im Hypoglossus des Stars einen Tag, im Vagus sogar zwei Tage früher gebildet als beim Huhn. Dieser Vorsprung steht u. E. im engen Zusammenhang mit der Entwicklung der von diesen Nerven versorgten Organe. Wie die Arbeiten von Portmann und Sutter zeigen, ist das ganze Stoffwechselsystem (Verdauungstractus, Lunge, Herz, Leber) beim Star an seinem Schlüpftag (13. e-Tag) demjenigen eines 13 tägigen Hühnerembryos weit voraus. Wenige Stunden nach dem Schlüpfen schon hat bei der ersten Fütterung das im Dienste der Ernährung stehende Reaktionssystem zu funktionieren. Der Hals wird nach oben ausgestreckt, der Schnabel weit aufgerissen. Zungen- und Kehlkopfapparat in Verbindung mit der Schlundmuskulatur ermöglichen das Abschlucken der ersten Nahrungsbrocken.

Vollkommen verschieden vom Hypoglossus und Vagus finden wir die Markscheidenbildung im Octavus. Sie beginnt dort bei Huhn und Star sehr früh, beim Huhn sogar volle 10 Tage bevor er sinngemäss zu funktionieren hat. Beim Star werden aber schon vor der Oeffnung des Aussenohres Geräusche wahrgenommen und es wird darauf reagiert. Holzapfel (1939) schreibt, dass vom Schlüpftag bis zum 12. pe-Tag die akustischen Reize als Auslöser für das Sperren neben taktilen Reizen die grösste Rolle spielen. Die Orientierung des noch nicht sehenden jungen Nesthockers erfolgt dabei ausschliesslich nach der Schwere; unbekümmert um die Lage der dargebotenen Nahrung richtet er seinen Hals und Kopf nach oben. An dieser rein statisch gerichteten Sperrhandlung ist ebenfalls der um diese Zeit mit schon recht vielen Markfasern ausgestattete Octavus in starkem Masse funktionell beteiligt. Wieder anders liegen die Verhältnisse beim Sehnerv. Markscheiden treffen wir beim Star in dieser Hirnbahn erst am 8. pe-Tag, zur Zeit, wo bereits das Augenlid zu einem kleinen Schlitz geöffnet ist. Zwei bis drei Tage später erfolgt dann erst eine sichtbare Reaktionsfähigkeit gegenüber optischen Reizen. Der Funktionsbeginn von Opticus und Octavus scheint demnach erst einzutreten, nachdem die Myelinisation in diesen Nervensystemen bis zu einem gewissen Grad fortgeschritten ist. Dabei ist noch zu bemerken, dass der

Opticus ein mächtigeres Bündel als der Octavus ist, im Octavus dagegen die gröbern Markfasern vorkommen. Nicht die Mächtigkeit des Bündels, sondern das Kaliber der einzelnen Faser gibt den Ausschlag für eine frühere oder spätere Markreifung. Beim Huhn vollzieht sich die Markscheidenbildung im Sehnerv 6 Tage bevor ein Funktionseintritt möglich wird, beim Star dagegen erst einige Zeit nachher. Auch die ständige Reizung des Augenbulbus durch das Licht vermag beim Star nicht, die Markscheidenbildung im Opticus auszulösen oder zu fördern. Die das Auge bis zum 7. pe-Tag nach aussen abschliessende Haut ist durchscheinend, sodass mit einer Lichteinwirkung auf den Opticus unbedingt gerechnet werden kann.

Auf Grund all dieser Einzelbeobachtungen kommen wir zu folgenden Feststellungen, die durch weitere Untersuchungen an den verschiedenen Vögeln nachzuprüfen und zu ergänzen sind:

1. Die Reihenfolge der Myelinisation innerhalb der verschiedenen Fasersysteme ist bei den verschiedenen Ontogenesetypen der Vögel (Nesthocker, Nestflüchter) eine weitgehend gleichartige. Zum grössten Teil decken sich unsere Beobachtungen mit denjenigen von Kreht (1941) über Amphibien. Wie aus der Literatur hervorgeht, dürfte sie auch bei den Säugern ähnlich verlaufen. Daraus glauben wir schliessen zu dürfen, dass die Myelinisation, wie Kreht (1941) sagt, als ein phylogenetisch weitgehend eingefahrener Vorgang aufzufassen ist.

2. Die phylogenetisch ältesten, und damit auch die mit den mächtigsten Faserkalibern ausgestatteten, Bündel erhalten ihr Mark zuerst. Wie weit auch die Faserlänge dabei eine Rolle spielt, wissen wir nicht.

3. Zwischen dem Entwicklungszustand des Nervs und des von ihm versorgten Organs scheint eine gewisse Uebereinstimmung zu bestehen. Als Beispiel hiefür nannten wir den Vagus und Hypoglossus, die am selben Entwicklungstag beim Nesthocker besser entwickelt sind als beim Nestflüchterembryo.

4. Nach den Befunden im Kleinhirn und im Mittelhirn erachten wir es als unwahrscheinlich, dass die Markbildung vom allgemeinen Entwicklungszustand des betreffenden Hirnteils abhängig ist, wie es nach Kreht der Fall sein sollte.

5. Aeussere Faktoren können die Markscheidenbildung kaum beeinflussen, wie das Beispiel der späten Myelinisation des Sehnervs beim Nesthocker deutlich zeigt. KREHT (1941) berichtet, dass die von ihm nach der Geburt im Dunkeln gehaltenen Feuersalamander nach 18 Tagen im Opticus dieselbe Entwicklung aufwiesen wie ihre Geschwister, die während dieser Zeit dem Tageslicht und in der Nacht künstlicher Beleuchtung ausgesetzt gewesen waren.

6. Das 1. und 2. myelogenetische Gesetz von FLECHSIG haben für die Vögel keine Geltung. Auch KREHT (1941) musste sie für die Verhältnisse der Amphibien ablehnen. Die Reihenfolge der Neuritenbildung ist nicht mit derjenigen der Markscheidenbildung identisch. Gleichwertige Systeme werden nicht gleichzeitig myelinisiert, wenigstens nicht bei den von uns untersuchten Objekten.

Bei diesen Ueberlegungen müssen wir uns aber auch im klaren darüber sein, dass der Funktionseintritt nicht ausschliesslich von der Myelinhülle abhängig ist. Sehr viele kleine Fasern, die nie myelinisiert werden, sind trotzdem funktionstüchtig.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Markscheidenentwicklung wird bei Star und Huhn in der Ontogenese des Gehirns eingehend untersucht und beschrieben. Die Untersuchung beruht auf einer grossen Anzahl von Schnittserien, die nach der Methode von WEIGERT hergestellt wurden. Sie verteilen sich in regelmässigen Abständen auf die embryonale und postembryonale Entwicklungsperiode der beiden Vogelarten. Die Ergebnisse unserer Beobachtungen werden miteinander verglichen und die Besonderheiten in der Entwicklung der hochcerebralisierten Nesthocker (Star) gegenüber den niedrig cerebralisierten Nestflüchtern (Huhn) ermittelt und hervorgehoben. An Hand blosser mikroskopischer Beobachtungen kann aber die Markscheidenentwicklung nur in ihren ersten Anfängen vergleichbar verfolgt werden. Um die Beobachtungsmöglichkeiten bis zur Erreichung des Endzustandes auszudehnen, massen wir innerhalb einiger wichtiger Faserbündel die Durchmesser der Fasern auf verschiedenen Altersstufen. Diese Arbeitsmethode erwies sich als sehr wertvoll.

2. Wir stellen fest, dass die topographischen Verhältnisse besonders im Vorderhirn in Bezug auf die Faserung noch nicht

genügend abgeklärt sind, um bei Star und Huhn ins Einzelne gehende Homologisierung der verschiedenen Teile des Streifenkörpers vornehmen zu können. Es scheinen zwischen Star und Huhn grössere Unterschiede vorhanden zu sein.

3. Die Markscheidenentwicklung beginnt bei Star und Huhn um dieselbe Embryonalzeit am 11. e-Tag im hintersten Teil der Oblongata und dehnt sich von dort rostralwärts auf die übrigen Hirnteile aus. Das Kleinhirn erhält bei Star und Huhn die Markscheiden im Anschluss an das im Stammrest gelegene Octavus-System schon sehr früh. Besonders beim Star ist dieser Hirnteil in seiner Formentwicklung noch stark im Rückstand zur Zeit da er sein erstes Mark erhält. Daraus ergibt sich ein scharfer Gegensatz zu den Myelinisationsverhältnissen in den Corpora bigemina. Dort erscheinen die ersten Markscheiden auf einem viel späteren Wachstumsstadium als im Kleinhirn. In der Rinde der Flocke erscheinen die Markscheiden nicht früher als in der übrigen Kleinhirnrinde.

4. Die zeitliche Reihenfolge der Markreifung der verschiedenen untersuchten Faserbündel in den einzelnen Hirnteilen zeigt bei Star und Huhn keine prinzipiellen Unterschiede. Verschieden dagegen sind die absoluten zeitlichen Abstände in der Myelinisation, berechnet auf den Brutbeginn oder das Schlüpfdatum. Die grössten zeitlichen Unterschiede zeigen sich zwischen Huhn und Star im Vorderhirn, die kleinsten in der Oblongata. Sie werden eingehend erörtert.

5. Star und Huhn zeigen am Schlüpftag in der Myelinisation ihres Gehirns einen stark von einander abweichenden Entwicklungsgrad. Beim Star sind nur im Stammrest Markscheiden ausgebildet, beim Huhn hingegen in allen Hirnteilen und zwar in adultähnlichen Proportionen. Nur im rostralen Teil des Striatum fehlt noch Mark.

Die Differenzierung im Gehirn der von uns untersuchten Nestflüchter (Wachtel und Huhn) zeigt am Schlüpftag einen auffallend ähnlichen Entwicklungsgrad, unbekümmert um die recht verschieden lange Brutdauer. Dasselbe trifft auch bei den Nesthockern zu, da eine grosse Uebereinstimmung bei Star und Elster nachgewiesen wurde. Damit bekommt der Schlüpftag für die Ausbildung des Gehirns für Nesthocker und Nestflüchter eine ganz bestimmte Wertigkeit. Diese Feststellung gibt auch der vergleichenden Untersuchung der postembryonalen Periode eine erhöhte Be-

deutung. Die bei den Hühnervögeln in der Embryonalperiode sich vollziehende Myelinisation wird beim Sperlingsvogel in die Præjuvenilzeit verlegt. In ihrer 2. Hälfte erfährt die Markbildung eine verhältnismässig starke Beschleunigung, sodass am Ende dieser Entwicklungsphase die funktionelle Reifung des Gehirns vollzogen wird. Differenzierung und Wachstum, die beim Huhn zeitlich stark ineinander geschachtelt sind, werden beim Star mehr auseinander gezogen.

6. An Hand von Kalibermessungen zeigen wir, dass in den meisten Faserzügen des Stammrestes beim Star am 70. pe-Tag, beim Huhn am 130. pe-Tag (oder schon früher) die einzelnen Elemente ihre endgültige Dicke nahezu erreicht haben. Im Kaliberwachstum scheinen sich die Hirnnerven von den übrigen Faserzügen grundsätzlich zu unterscheiden. Der Trochlearis zeigt ein überaus gleichmässiges über eine lange Zeit ausgedehntes Wachstum, währenddem Commissura posterior und Fasciculus longitudinalis centralis schneller wachsen, um vor dem Trochlearis adultähnliche Markfasern zu erhalten.

7. Die Gruppen der Nesthocker und der Nestflüchter der Vögel scheinen sich in ihrer verschiedenartigen Entwicklung als Objekte für die Untersuchungen über Zusammenhänge von Markbildung und Funktionseintritt sehr gut zu eignen. Aus diesem Grunde versuchten wir, unser Material auch in dieser Hinsicht auszuwerten.

8. Es wird die Möglichkeit eines Zusammenhanges der Markbildung mit der Phylogenie des betreffenden Faserzuges, mit den Kaliberverhältnissen und dem Funktionseintritt eingehend geprüft. Unsere Ergebnisse werden mit den von Flechsig aufgestellten Gesetzen verglichen und die Arbeiten um dieses Problem werden besprochen. (Zusammenfassung auf S. 207.)

SCHRIFTTUM

1915. Bok, S. T. *Die Entwicklung der Hirnnerven und ihrer zentralen Bahnen. Die stimulogene Fibrillation.* Folia neuro-biol. 9, 475-565.

1893. Brandis, F. *Untersuchungen über das Gehirn der Vögel. I. Teil: Uebergangsgebiet vom Rückenmark zur Medulla oblongata.* Archiv f. mikrosk. Anatomie. 43, 168-194.

1894. Brandis, F. *II. Teil: Ursprung der Nerven der Medulla oblongata.* Archiv f. mikrosk. Anatomie. 43, 96-116.
1894. —— *III. Teil: Der Ursprung des N. Trigeminus und der Augenmuskelnerven.* Archiv f. mikrosk. Anatomie. 44, 534-555.
1883. Bumm, A. *Das Grosshirn der Vögel.* Ztschr. f. wissenschaftliche Zoologie. 38, 430-467.
1942. Clara, M. *Das Nervensystem des Menschen.* Wien.
1928. Craigie, H. *Observations on the brain of the humming bird (Chrysolampis mosquitus Linn. and Chlorostilbon carabaeus Lawr.).* The Journ. of comp. Neurology 45, 377-483.
1934. Duncan, D. *A relation between axone diameter and myelinisation determined by measurement of myelinated spinal root fibers.* J. comp. Neur. 60, 437-471.
1896. Edinger, L. *Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Tiere.* Leipzig.
1903. —— *Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns.* Abh. d. Senckenb. Naturf. Ges. 20, 343-426.
1899. Edinger, L. und Wallenberg, A. *Untersuchungen über das Gehirn der Tauben.* Anat. Anz. 15, 245-271.
1903. Edinger, L., Wallenberg, A. und Holmes, G. *Untersuchungen über das Vorderhirn der Vögel.* Abh. d. Senckenb. Naturf. Ges. 20, 341-426.
1933. Frey, E. *Ueber die basale Opticuswurzel und die caudalen Verbindungen der Commissura transversa Gudden der Vögel.* Proc. Kon. Akad. v. Wetens te Amsterdam, Vol. 36, 351-359.
1924. Groebbels, F. *Untersuchungen über den Thalamus und das Mittelhirn der Vögel.* Anat. Anz. 57, 385-415.
1939. Holzapfel, M. *Analyse des Sperrens und Pickens in der Entwicklung des Stars.* J. f. Orn. 87, 525-553.
1929. Huber, C. und Crosby, E. C. *The nuclei and fibre paths of the avian diencephalon, with consideration of telencephalic and certain mesencephalic centres and connections.* J. comp. Neurology. 48, 1-225.
1921. Kappers, C. U. Ariëns. *Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen.* Haarlem.
1930. Kreht, H. *Ueber die Faserzüge im Zentralnervensystem von Salamandra maculosa L.* Ztschr. f. mikr. anat. Forschung. 23, 239-320.
1931. —— *Ueber die Faserzüge im Zentralnervensystem von Proteus anguineus Laur.* Ztschr. f. mikr. anat. Forschung 25, 376-427.
1937. —— *Der Nucl. mesencephalicus trigemini (Nucl. magnocellularis tecti) bei Amphibien.* Ztschr. f. mikr. anat. Forschung. 41, 417-432.
1937. —— *Zur Topographie des Torus semicircularis und des Nucl. post. sive caudalis bei Anuren und einigen Larcetiliern.* Ztschr. f. mikr. anat. Forschung. 42, 233-241.

1940. Kreht, H. *Die markhaltigen Fasersysteme im Gehirn der Anuren und Urodelen und ihre Myelogenie; zugleich ein kritischer Beitrag zu den Flechsig'schen myelogenetischen Grundgesetzen.* Ztschr. f. mikr. anat. Forschung. 48, 108-180 und 191-286.

1941. —— *Einige experimentelle und ontogenetische Feststellungen zur Markscheidenbildung im Gehirn niederer Wirbeltiere.* Ztschr. f. wissensch. Zoologie. 154, 373-388.

1941. Otuka, Itaru. *Mikrometrische Studien über die Myelinisation des N. splanchnus major bei der Katze.* Jap. Journ. of med. sciences. Part. I. Anatomy. Vol. VIII. Jan. 1941.

1935. Portmann, A. *Die Ontongenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta biotheor. 1, 59-90.

1938. —— *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel. I. Vergleichende Untersuchungen über die Ontogenese der Hühner und Sperlingsvögel.* Rev. suisse zool. 45, 273-348.

1942. —— *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit.* Rev. suisse zool. 49, 169-185.

1940. Portmann, A. und Sutter, E. *Ueber die postembryonale Entwicklung des Gehirns bei Vögeln.* Rev. suisse zool. 47, 195-202.

1912. Shimazono, J. *Das Kleinhirn der Vögel.* Arch. f. mikr. Anat. 80, 397-449.

1913. Sinn, R. *Beitrag zur Kenntnis der Medulla oblongata der Vögel.* Monatschr. f. Psychiatrie u. Neurologie 33, 1-39.

1941. Szentágothai-Schimert, J. *Die Bedeutung des Faserkalibers und der Markscheidendicke im Zentralnervensystem.* Ztschr. f. Anatomie und Entwicklungsgesch. 3, 201-223.

1943. Sutter, E. *Ueber das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln.* Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges. 75, 1-110.

1911. Schröder, K. *Der Faserverlauf im Vorderhirn des Huhns, dargestellt auf Grund von entwicklungsgeschichtlichen (myelogenetischen) Untersuchungen, nebst Beobachtungen über die Bildungsweise und Entwicklungsrichtung der Markscheiden.* J. Psychol. und Neurol. 18, 115-173 .

1869. Stieda, L. *Studien über das centrale Nervensystem der Vögel und Säugetiere.* Ztschr. wiss. Zool. 19, 1-94.

1939. Tinbergen, N. und Kuenen, D. J. *Ueber die auslösenden und richtunggebenden Reizsituationen der Sperrbewegung von jungen Drosseln (Turdus m. merula L. und T. e. ericetorum Turton).* Ztschr. f. Tierpsychologie. 3, 37-60.

1903. Wallenberg, A. *Eine zentrifugalleitende direkte Verbindung der frontalen Vorderhirnbasis mit der Oblongata (+ Rückenmark) bei der Ente.* Anat. Anz. 22, 289-292.

1904. —— *Neue Untersuchungen über den Hirnstamm der Tauben.* Anat. Anz. 24, 142-155 und 357-369.

1928. Weinberg, E. *The mesencephalic root of the fifth nerve. A comparative anatomical study.* Journ. comp. Neur. 46, 249-405.